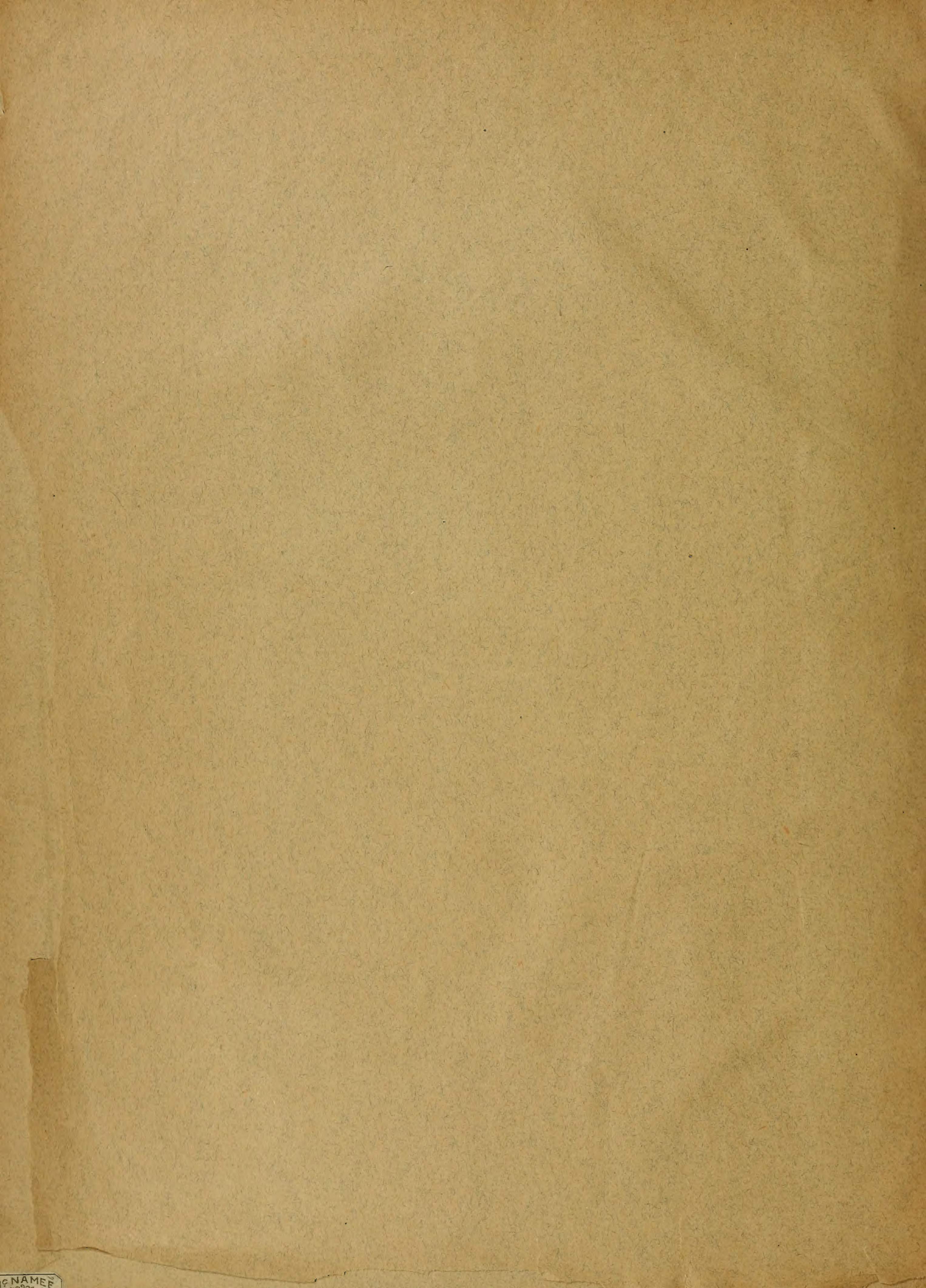






ABHANDLUNGEN

DER

NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT ZU HALLE

ORIGINALAUFSÄTZE

AUS DEM GEBIETE DER GESAMMTEN NATURWISSENSCHAFTEN

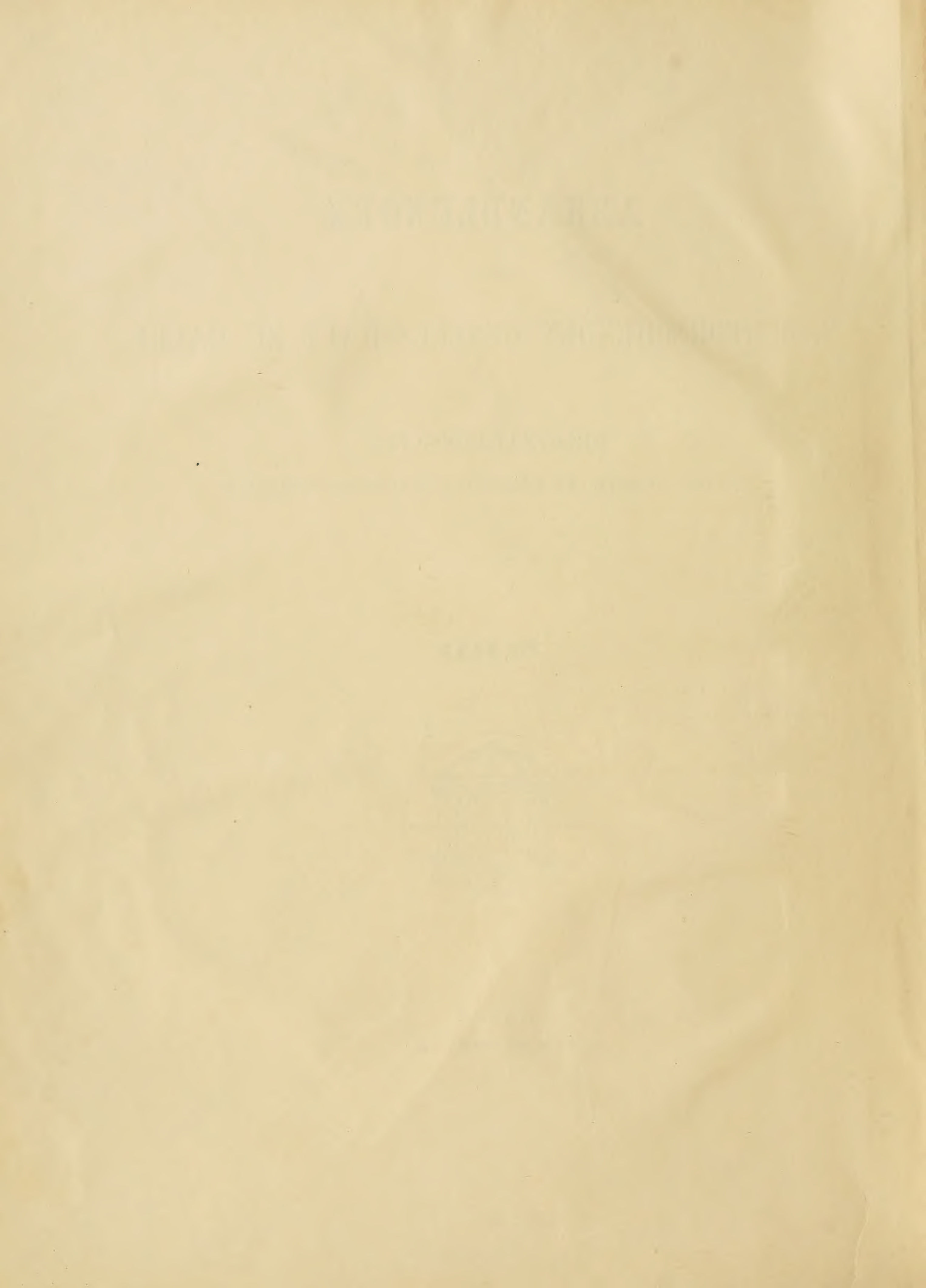
XVII. BAND



HALLE

MAX NIEMEYER

1892



INHALT.



Abhandlungen

zur

vergleichenden Anatomie des Auges.

II.

Das Auge der Heteropoden,

geschildert an Pterotrachea coronata Forsk.

Von

Dr. H. Grenacher,
Prof. d. Zoologie a. d. Univ. Halle a. S.

Mit 2 Tafeln.

Trotzdem unsere Kenntnisse in der vergleichenden Anatomie des Sehorgans der Thierwelt, namentlich der sog. niedern, in der letzten Zeit manchen Zuwachs erfahren haben, giebt es noch immer Gebiete genug, wo die Forschung einzusetzen hat, um unsere Erfahrungen abzurunden, zu klären, und vor Allem zu vertiefen. Dass nicht alle Augenformen auf die Untersucher mit gleicher Anziehungskraft eingewirkt haben, könnte man, wüsste man es nicht anders, schon aus der Zahl der über sie handelnden Publicationen schliessen. Dass auch das Heteropodenauge, dem diese Arbeit gewidmet ist, in dieser Hinsicht eine untergeordnete Rolle spielt, zeigt uns schon ein Blick auf die Literatur des Cephalopoden- und Gasteropodenauges; ob lediglich geringeres Interesse die Ursache des grossen Contrastes ist, kann höchstens Gegenstand der Muthmassung sein. Ich möchte aber nach Abschluss meiner eigenen Untersuchungen doch noch auf ein anderes Moment hinweisen, welches wohl nicht minder zur Erklärung der Spärlichkeit der Literatur darüber herangezogen werden dürfte, und dessen Gewicht ich während der Untersuchung selbst zur Genüge empfunden habe: ich meine damit die ungewöhnlichen Schwierigkeiten in der Erforschung gerade dieses Auges, Schwierigkeiten, die ich bei den früher von mir bearbeiteten Formen auch nicht entfernt in gleichem Grade zu überwinden hatte, und zu deren Bewältigung grosse Geduld und Interesse an der Sache nicht minder vorausgesetzt wird, als auch reichliches und gut conservirtes Material.

Dass ich dabei nicht die technischen Schwierigkeiten ausschliesslich oder in erster Linie im Sinne habe, mag gleich von vornherein hervorgehoben werden; so bedeutend sie sich mir auch anfangs in den Weg stellten, so wenig mögen sie Andere vielleicht aufhalten — das ist ja lediglich Sache des Geschickes und der Routine. Ich meine mehr die Hindernisse, welche sich bei der Interpretation des Gesehenen, der Zurückführung der neuen, fremdartigen Formen auf schon bekannte ergeben, von deren Gelingen es ja allein abhängt, ob eine Erklärung des zu erforschenden Objectes, ein Verständniss desselben im Sinne unserer Morphologie, gewonnen, oder ob bloss unverstandene Thatsachen als kaum verwendbares Rohmaterial aufgestapelt

wird. Ich habe das Problem im ersteren Sinne zu lösen mir redliche Mühe gegeben; wenn ich trotzdem eine Reihe von Punkten späteren Forschern zur Aufklärung noch überlassen muss, so bitte ich zu bedenken, wie selten eine wissenschaftliche Untersuchung restlos aufgegangen ist.

Wenn ich übrigens von Heteropodenaugen rede, so meine ich damit fast ausschliesslich das Auge von *Pterotrachea coronata*, das mir Modell dazu stehen musste. So gerne ich auch noch andere Gattungen der Gruppe eingehender geprüft hätte, um die Variationen, welche der so ganz eigenthümliche Typus des Sehorgans bei ihnen erfahren mag, näher festzustellen, so wenig erwies sich dies als für mich durchführbar. Ich habe wohl eine Anzahl von Präparaten von mässig erhaltenen Augen der viel kleineren *Pt. mutica* angefertigt und untersucht, ich habe aber bei dieser keine Abweichungen gefunden, die mich hätten ermuthigen können, die viel schwierigere technische Bewältigung des Objectes besonders anzustreben. Anders steht es mit *Carinaria,* von deren grossen Augen mir von der Zoologischen Station, der ich mich für die Zusendung des grössten Theiles des benutzten Materiales überhaupt zu Danke verpflichtet fühle, eine ziemliche Anzahl von Exemplaren zugestellt wurden. Hier habe ich wenigstens einsehen können, dass die bei *Pt. coronata* gefundenen Verhältnisse dafür nicht als maassgebend zu betrachten sind; bei dem trotz aller auf die Conservirung verwandten Sorgfalt doch recht unbefriedigenden Zustand meines Materiales, an welchem namentlich die Augenblase in fast unentwirrbarer Weise geschrumpft und gefaltet war, ist das Alles, was ich vorläufig darüber zu sagen wage. Trotz dieser Einschränkung auf eine einzelne Form, von der es nicht möglich ist zu behaupten, dass sie für die in Betracht kommenden Verhältnisse als unbedingt typisch anzusehen sei, glaube ich doch die Resultate zur Publication hinlänglich reif; ich halte es noch immer für besser, einen einzelnen Repräsentanten für derartige Fragen mit leidlicher Gründlichkeit, als eine ganze Reihe nur oberflächlich zu kennen.

Die eigentlichen dioptrischen Theile des Auges (Cornea, Linse etc.) und ihre unmittelbare Umgebung finden in diesem Aufsatze keine eingehendere Besprechung; eine allerdings nicht eingehender durchgeführte Prüfung derselben hat nichts ergeben, was in nennenswerther Weise über das schon durch meine Vorgänger (besonders Hensen) bekannt gewordene hinausgeführt hätte. Das bedarf demnach keiner besonderen Rechtfertigung. Eher, dass ich hier auch die Beziehungen des Auges in toto zu seiner Umgebung ignorire. Hier scheinen mir in der That noch einige nicht als relativ gleichgültig zu betrachtende Fragen der definitiven Lösung zu harren, besonders hinsichtlich der Muskeln des Auges. Ich konnte mich aber um so weniger

entschliessen, solche Fragen an conservirtem, d. h. getrübtem, geschrumpftem und fest gewordenem Material in Angriff zu nehmen, als an frischen Augen vorgenommene Studien wahrscheinlicherweise fast mit einem Blicke mehr, und vor Allem sicherere Resultate liefern müssen, als die zeitraubende und mühsame Präparation in unserm Falle, wo allen möglichen Fehlern und Irrthümern Thür und Thor geöffnet wäre.

Hinsichtlich der Conservirung meines Untersuchungsmateriales habe ich allein von der Kleinenberg'schen Pikrin-Schwefelsäure-Mischung zufriedenstellende Erfolge zu verzeichnen. Lange habe ich mich vergeblich abgequält an Augen, die in dem Gemenge von Pikrin-Schwefelsäure mit Sublimat gehärtet waren, das sich mir bei der Untersuchung der Cephalopodenretina so nützlich erwiesen hatte, hier aber mich im Stiche liess. Dass ich es nicht eher auf erstere Weise versuchte, dürfte wohl auf einen s. Z. von mir in Neapel begangenen Fehler in der Anwendung zurückzuführen sein, der zu einem völligen Fiasco geführt hatte. Aber auch die Anwendung dieses Erhärtungsmittels mit nachfolgender Extraction durch Alkohol führt einige Inconvenienzen nach sich, die je nach dem Grade der Einwirkung zu verschieden aussehenden Resultaten führen. Die dadurch verursachten Gerinnungsvorgänge in den Einzelbestandtheilen des Auges ziehen Schrumpfungen und dadurch Volumsverringerungen nach sich, welche die einzelnen Theile in ungleichem Maasse betreffen. Die nothwendige Folge davon sind Störungen grössern oder geringern Umfangs in der relativen Lagerung der einzelnen Theile gegen einander, gelegentlich auch Trennungen der Continuität; beide als solche künstliche, in frischem Zustande nicht vorhandene Alterationen zu erkennen, und damit ihren Einfluss auf das Urtheil zu eliminiren, dazu ist ein Ueberblick über eine grosse Reihe von Einzelfällen mit ihren mannigfaltigen Abstufungen erforderlich.

Das Pigment, über dessen eigenthümliche Vertheilung im Auge nachher kurz berichtet werden soll, ist im Ganzen weniger störend als in den meisten anderen Augen, da es hier nirgends in besonders massiger Weise aufgehäuft ist; namentlich nicht da, wo die Eigenartigkeit des Heteropodenauges am meisten ihren Ausdruck findet. Seine nichtsdestoweniger wünschenswerthe Entfernung, resp. Zerstörung (durch Auslaugen mit Mineralsäuren) stösst aber hier auf mehr Schwierigkeiten als bei den Cephalopoden, wo sie, nach der von mir früher angegebenen Methode, äusserst leicht gelingt, ohne die Structur der Gewebe und die relativen Beziehungen derselben zu einander irgendwie zu gefährden. Man muss hier die Salzsäure, die ich noch immer mit besonderer Vorliebe hiefür verwende, in stärkerem Maasse, und vor Allem auch länger als dort zur Anwendung bringen, um eine nennenswerthe Lichtung des Pig-

mentes zu erhalten, hat sich dabei aber natürlich sehr zu hüten, dass die Einwirkung derselben auf die zelligen Elemente des Auges den Vortheil der Pigmentzerstörung nicht durch einen schwerer wiegenden Nachtheil auf einer andern Seite mehr als compensire. — Für zweierlei bestimmte Zwecke empfiehlt sich aber gerade eine relativ starke Einwirkung der Entfärbungsflüssigkeit: nämlich einmal zur Isolirung der Membrana limitans, und zweitens zur deutlicheren Erkennung der Art und Weise der Verbindung der Nervenfaser mit der Retinazelle. Legt man nämlich mit überschüssiger Säure entfärbte Augen in schwachen Alkohol (von ca. 50 %), um behufs nachheriger Durchfärbung die Säure auszuwaschen, so tritt nach kurzer Zeit (in um so kürzerer, je intensiver die Säure eingewirkt hat), oft schon nach 20—30 Minuten, eine ganz eigenthümliche Quellung sowohl des Glaskörpers wie der Linse ein. Dieselben treten nämlich unter fortdauernder Volumsvergrösserung immer mehr und mehr aus dem Auge heraus, das (bei mir wenigstens) bei der Freilegung immer seine Cornea eingebüsst hatte, und die freien Ränder des Augenbechers rollen sich mehr oder weniger nach aussen und hinten um. Ist die Quellung intensiv genug gewesen, so gelingt es meist ohne besondere Schwierigkeit, den Augeninhalt aus dem Becher in toto herauszuziehen, und an ihm bleibt häufig die an der Quellung selbst sich nicht betheiligende Membrana limitans hängen, so dass sie — mit einigem Geschick und Glück — fast unversehrt abgetrennt und für sich auf den Objektträger übergeführt werden kann, was auf dem Wege der gewöhnlichen Präparation aus dem Auge heraus ein wohl schwer zu leistendes Kunststück sein möchte.

Aber auch die zelligen Bestandtheile des Auges haben eine Einwirkung durch diese Behandlungsweise erfahren, die sich freilich nicht durch eigentliche Quellung und Volumszunahme äussert. Die Zellen selbst werden nämlich viel klarer und durchsichtiger, ohne dabei hinsichtlich der Schärfe ihren Conturen, die im Gegentheil um so prägnanter hervortreten, etwas einzubüssen. Sie sehen, nachdem die Proceduren der Färbung, Einbettung und des Schneidens mit ihnen vorgenommen, und sie, wie ich meistens thue, in Ricinusöl eingelegt sind, fast wie Harzpräparate aus, so transparent werden sie, aber in der Schärfe der Umrisse sind sie jenen weit überlegen. An solchen habe ich Dinge gesehen, die ich an anders behandelten lange und vergeblich suchte. Auch die Stäbchen, beiläufig bemerkt, treten ungewöhnlich plastisch und kräftig hervor, da sie augenscheinlich der Säure gegenüber relativ sehr resistent sind.

Dies dürfte genügen, um dem Nachuntersucher in technischer Beziehung wenigstens die ersten Wege zu ebnen.

Ich darf wohl hier eine kurze, von einigen kritischen Randglossen begleitete Uebersicht der bisherigen Literatur über das Auge der Heteropoden, soweit sie mir wenigstens bekannt und zugänglich gewesen ist, folgen lassen; in der systematischen Literatur enthaltene Notizen, die nicht auf die innere Structur des Sehorgans Bezug haben, werden hier nicht zu berücksichtigen sein.

Ueber die bekannte allenthalben citirte Notiz von A. Krohn*) kann ich hier rasch hinweggehen, da sie nur die äussere Form des Auges, der brechenden Medien und die Vertheilung des Pigmentes behandelt. Später**) lieferte er noch einen Nachtrag dazu, indem er vom Hinterrande des Auges ausgehende Fasern erwähnt, welche der „äussern Retinaschicht" entsprechen; die innere Schicht derselben besteht nach ihm aus „dicht neben einander und aufrecht gegen den Glaskörper gestellten Fasern". Krohn dürfte wohl unzweifelhaft hier die Retinazellen in ihren beiden Hauptabschnitten, von denen wir später zu sprechen haben werden, erkannt haben.

Auch bei der für die Morphologie der Weichthiere so bedeutungsvollen Arbeit von Huxley***), die man häufig gelegentlich unseres Objectes citirt findet, brauchen wir hier nicht länger zu verweilen, da auch sie sich ausschliesslich mit der äussern Augenform beschäftigt, und daneben nur noch der Musculatur desselben einige Beachtung schenkt.

Weit eingehender als diese beiden Autoren hat sich dann R. Leuckart†) mit den Augen einer Anzahl von Heteropoden befasst; sehr ausführlich beschreibt er ihre äussere Form und Lage, ihre Musculatur und ihre Structur. Durch Abbildungen, die freilich nur nach geringen Vergrösserungen entworfen sind, werden die Formen der Augen erläutert, leider aber nicht ihr innerer Bau, was ich um so mehr bedaure, als mir der Text allein nicht immer genügende Anhaltspunkte für eine sichere Vergleichung seiner Resultate mit den späteren, auch den meinigen, bietet.

Auch hier wollen wir dem Autor in die Darstellung, die er von der Lage und Form des Auges, seiner Befestigung durch Muskeln etc. giebt, nicht folgen. Nur hinsichtlich der Grösse des Sehorgans (l. c. pag. 29), namentlich von der auch meinen Untersuchungen zu Grunde liegenden *Pt. coronata* möchte ich bemerken, dass ich, trotz

*) A. Krohn, Fernerer Beitrag zur Kenntniss des Schneckenauges in: Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1839 p. 332 Taf. X Fig. 6—8.

**) Nachtrag zur Notiz über die Augen einer fälschlich für eine *Phyllodocee* gehaltenen, zur Gattung *Alciope* gehörenden Annelide, in: Froriep's Neue Notizen etc. XXV 1843 pag. 41.

***) Th. H. Huxley, On the Morphology of the Cephalous Mollusca etc., in: Phil. Trans. Vol. 143 Pt. 1 1853 p. 29—65 Taf. II—IV.

†) R. Leuckart, Zoologische Untersuchungen. III. Giessen 1854 pag. 27—34.

meines nicht geringen Materiales, doch kein einziges Auge von der nach Leuckart bis zu $2^1/_2'''$ betragenden Länge zu Gesicht bekommen habe. — Leuckart unterscheidet eine vorn deutlich, nach hinten aber immer weniger deutlich aus Zellen sich zusammensetzende Sclerotica, welche sich nach vorn in die Cornea fortsetzt; von ihr wird umschlossen die Linse, die in frischem Zustande structurlos ist, in gehärtetem aber leicht in kleine unregelmässige Häufchen zerbröckelt, welche dann mitunter ein kernartiges Gebilde zu umschliessen scheinen (pag. 31); eine Hülle oder Kapsel fehlt ihr. — Des schon von Krohn erwähnten meniscusartig geformten, zwischen Cornea und Linse gelegenen, im Gegensatz zum structurlosen Glaskörper aus einer Anhäufung von Zellen bestehenden „Sammelkörpers", welchen Leuckart bei *Firoloides* als besonders entwickelt und consistent beschreibt, gedenke ich hier nur beiläufig, um die Aufmerksamkeit späterer Forscher darauf zu lenken; ein Attribut des Heteropodenauges im Allgemeinen ist er nicht, denn er fehlt bei *Pterotrachea*.

Die auf die Sclerotica nach innen folgenden Pigmentzellen sollen nach Leuckart eine doppelte Lage bilden, von denen der äussern eine grössere Ausdehnung zukomme. Dass diese von hellen Lücken unterbrochene Pigmentregion als Chorioidea bezeichnet wird, ist dem Sprachgebrauch jener Zeit gemäss.

Die Leuckart'sche Darstellung des Baues der Retina bietet dem Verständniss die meisten Schwierigkeiten. Sie besteht aus dem mit dem Nervus opticus in continuirlicher Verbindung stehenden, schon als intraocular zu bezeichnenden Ganglion opticum von leistenförmiger Gestalt (l. c. pag. 33), dessen Faserzüge in der Querachse des Auges liegen, aber auf der vordern Ganglionfläche fast rechtwinkelig umbiegen, um untermischt mit einer feinkörnigen Substanz im Augengrunde eine Schicht senkrecht stehender faseriger Elemente zu bilden. Dieser äussern Faserschicht, deren Elemente dünn und blass sein sollen, fügt sich noch eine zweite innere an, deren Bestandtheile dicker und schärfer conturirt auftreten, so dass sie Leuckart nur mit den Stäbchen in den Augen höherer Thiere vergleichen kann. „Dass diese Stäbchen nach innen auf der Faserschicht aufsitzen, darüber kann kein Zweifel sein. Auch davon glaube ich mich mit Bestimmtheit überzeugt zu haben, dass ihre peripherischen Enden mit den blassen Sehnervenfasern zusammenhängen. Die letzteren erweitern sich ein wenig, und gehen dann unmittelbar, mit einer Art Quergliederung, in die Stäbchen über. Die Stäbchen stehen senkrecht wie die Fasern der Retina, sind aber durch eingelagerte braune Pigmentzellen von einander geschieden. Ihre freien Enden sind dem Glaskörper zugekehrt. Die Stäbchen, die in die optische Achse des Auges fallen, sind die kürzesten. Sie messen etwa $^1/_{50}'''$. Mit der Annäherung an die

Ränder des Augengrundes wächst die Länge der Stäbchen, und an den Seiten desselben sehe ich faserförmige Stäbchen von 1/6''', die eine Strecke weit parallel der Wandung emporsteigen und sodann nach innen in den Glaskörper sich hineinkrümmen etc." (l. c. pag. 33).

Ich habe die wichtigsten Stellen über den Bau der Retina hier wörtlich wiedergegeben, um dem Leser die Möglichkeit zu verschaffen, sie mit meiner eigenen späteren Darstellung zu vergleichen. Ich gestehe, dass ich nicht im Stande bin, die Leuckart'schen Angaben auf meine eigenen zurückzuführen; sicher scheint mir nur zu sein, dass das, was er als „Stäbchen" bezeichnet, mit den weiter unten beschriebenen nichts zu thun hat; ganz abgesehen von allen übrigen Differenzen würde schon der Umstand, dass sie in der Augenaxe am kürzesten, in der Peripherie aber um ca. das sechsfache länger sein sollen, bei dem gerade umgekehrten Sachverhalt nach meinen eigenen Untersuchungen dem widersprechen.

Kaum minder eingehend als Leuckart hat sich Gegenbaur*) die Erforschung des Auges der Heteropoden angelegen sein lassen, und er beschreibt die äussere Form desselben, seine Lagenverhältnisse, Musculatur etc. ebenso detaillirt, wie seinen inneren Bau. Für unsern vorliegenden Zweck ist es überflüssig, hier auf den Bau des Auges von *Atlanta* und *Carinaria* einzugehen, die unserer eigenen Darstellung fern bleiben müssen; es mag nur darauf hingewiesen werden, dass Gegenbaur bei der erstgenannten Gattung eine Retina vermisst, dafür aber ein Aequivalent in der sog. Nervenhaut (der Kielleiste) gefunden haben will, wobei freilich die Lagerung der letzteren hinter dem Pigment ihm Schwierigkeiten bereitet. Diese Schwierigkeiten sucht er durch Annahme einer Oeffnung in der Pigmenthaut, durch welche das Licht Zutritt zu den lichtempfindenden Elementen finden sollte, zu umgehen. Ueber die noch complicirtere Verhältnisse voraussetzenden Angaben bezüglich des Auges von *Carinaria* muss ich aber auf das Original selbst hinweisen. — Bei den Pterotracheen, deren Darstellung uns hier am meisten interessirt, hat Gegenbaur ebenfalls wie Krohn und Leuckart einen vor der Linse gelegenen festeren Körper von Meniscus-Form gefunden, aber nur bei *Pt. hippocampus* und *Firoloides*; nähere Angaben über seinen Bau fehlen indessen. Bei *Pt. coronata, scutata* und *Friderici* soll die Linse mit ihrem vorderen Abschnitt die von der Cornea auf ihrer Innenseite gebildete Concavität direct ausfüllen. Für die erste der genannten Arten steht diese Darstellung

*) C. Gegenbaur, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1855. pag. 108 (*Atlanta*), 137 (*Carinaria*), 163 (*Pterotrachea*), 199 (Resumé).

im Widerspruch mit meinen eigenen Befunden, wonach zwischen Linse und Cornea noch ein beträchtlicher, im frischen Zustande wahrscheinlich mit wässeriger Flüssigkeit erfüllter Raum existirt. — Die sog. Sclerotica sowohl wie die in sie continuirlich übergehende Cornea findet Gegenbaur im Gegensatz zu Leuckart ohne Andeutung einer zelligen Zusammensetzung, als eine derbe glashelle Membran, die vom Cornea-Rande ab nach hinten sich gestreift, selbst deutlich gefasert zeigt. Ueber die Linse, das Pigmentepithel mit den grossen Lücken darin, sowie über den Glaskörper liegen keine besonders erwähnenswerthen Angaben vor.

Dagegen hat Gegenbaur über den nervösen Apparat eingehendere Studien gemacht, die wir hier nicht übergehen dürfen. Nach der Erwähnung des leistenförmigen Ganglions, in welches der Nervus opticus einmündet, und welches „die Pigmenthaut umfasst“ (l. c. pag. 166), führt er innerhalb der Pigmenthülle gelegene „stäbchenähnliche Gebilde“ auf, „deren Achse stets senkrecht auf das dahinter liegende Ganglion steht. — — Ihre Hülle ist hell und zart und umschliesst einen hellen homogenen Inhalt, der mit dem Nerveninhalte bei höhern Thieren mehr als eine Eigenschaft gemein zu haben scheint. Kerngebilde wurden nicht an ihnen wahrgenommen. — — In bestimmterer Weise lässt sich eine andere Art von Stäbchen studiren, die mit den Pigmentzellen der sog. Chorioidea in einem innigen Zusammenhange stehen. Am deutlichsten finden sie sich gleichfalls am hintern Augenrande und vor der vorerwähnten Stäbchenschichte, die sie auf diese Weise von der Pigmentschichte abscheiden. — — Sie stellen so gerade, oft auch leicht gekrümmte, dicht neben einander gereihte Cylinder vor, die sich genau senkrecht auf die Pigmentschicht richten. Kerne sind mir nicht deutlich geworden, dagegen kommen an diesen Cylindern 3—4 dunkle, in die dünne Hülle eingelagerte Körner vor, die vielleicht als Reste von Kernen anzusehen sind. Das Auffallendste dieser Schichte ist ihr Verhalten zur Pigmentschichte. Sobald man nämlich einzelne Stücke dieser Schichte lospräparirt, so — — sieht man, wie genau an dem Ende eines jeden der Stäbchen ein Pigmenthäufchen sitzt, und wenn man gerade eine Gruppe — — zur Anschauung bekommt, so wiederholt sich bei der Ansicht von der einen Fläche genau das Bild der mosaikartig an einander gelagerten Pigmentzellen. Dass das Pigment nicht in zufällig den Stäbchen ansitzenden Zellen sich findet, sondern dass die fraglichen Stäbchen selbst das Pigment bergen, wenn auch nur an einer sehr beschränkten Stelle, dieses wird nach wenigen Beobachtungen leicht zur Genüge festgestellt. Nach vorn zu werden diese Pigmentstäbchen allmählig kürzer, und in der Nähe der Pigmentzellen sind es wieder platte Zellen, in denen das Pigment eingeschlossen ist.“

Ueberblicken wir die hier wörtlich, mit nur ganz unwesentlichen Auslassungen wiedergegebenen Ansichten Gegenbaur's über die Structur der empfindenden Region, so scheint mir soviel daraus hervorzugehen, dass auch ihm die eigentlichen Stäbchen unbekannt geblieben sind. Ob er mit der ersten von ihm als Stäbchen bezeichneten Form die kerntragenden Abschnitte der Retinazellen gesehen hat, wage ich weder zu bejahen noch zu verneinen; seine Schilderung selbst spricht eher dagegen, seine Abbildung (l. c. Taf. VII, Fig. 5) sicher nicht dafür. In der zweiten Stäbchenform hingegen glaube ich das wiederzuerkennen, was ich als Sockel der Stäbchen zu bezeichnen haben werde.

Auch W. Keferstein*) hat sich gelegentlich mit dem Heteropodenauge beschäftigt, doch sind seine Beiträge zur Kenntniss desselben ziemlich geringfügig. Im Ganzen verhält er sich mehr als Referent über die Arbeiten seiner Vorgänger, wie es für den Character des Werkes, in welchem er seine Untersuchungen niederlegte, begreiflich ist, und scheint nur flüchtig (an *Firoloides* hauptsächlich) ihre Angaben einer Prüfung unterzogen zu haben, und auch das nur, soweit es ohne Zerlegung des Auges, bei Betrachtung desselben in toto, möglich war. Ich halte eine eingehendere Besprechung deshalb hier nicht für nöthig. Nur die eine Bemerkung am Schlusse seiner Beschreibung möchte ich hier erwähnen, nämlich dass alle wesentlichen Theile des Wirbelthierauges im Heteropodenauge sich finden sollen (l. c. pag. 826), eine Ansicht, die schon damals schwerlich gutgeheissen werden konnte.

Von den bisher erwähnten Autoren haben, mit einziger Ausnahme von A. Krohn, alle des Auges der Heteropoden nur insofern gedacht, als ihnen dasselbe bei der Untersuchung der Gesammtorganisation dieser Thiere als integrirender Bestandtheil des Thierkörpers sich darbot. So hoch wir im Allgemeinen die Arbeiten jener Forscher für die Kenntniss der Organisation der Kielfüsser auch anzuschlagen haben, so dürfen wir doch wohl der Ansicht Ausdruck geben, dass das Sehorgan in solchen allgemeinen Darstellungen nur selten zu seinem Rechte kommt, weil bei der Ueberfülle zu lösender Fragen derartige ganz specielle leicht in den Hintergrund gedrängt werden.

Anders sieht es mit dem nächsten Autor aus, mit V. Hensen**), dessen Untersuchung des Heteropodenauges weitaus die eingehendste und beste ist, über die wir z. Z. verfügen. Sie erstreckt sich ebensowohl auf die allgemeinen Verhältnisse der

*) Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs. III. 2. 1862—66 p. 824 Taf. LXIX Fig. 3.

**) V. Hensen, Ueber das Auge einiger Cephalopoden in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XV. 1865 pag. 155 (Heteropoden: pag. 211—217, Taf. XX, XXI Fig. 85—92).

Form, der Musculatur, der Lage etc., wie auf die speciellsten Einzelheiten des innern Baues [seiner Componenten und Regionen. Eine eingehende Analyse, wie ich sie von den frühern Autoren wenigstens für die hier am meisten in Betracht kommenden Abschnitte ihrer Schilderungen des Baues gegeben habe, soll hier noch nicht erfolgen: ich bin ohnehin genöthigt, auf Hensen Schritt für Schritt wieder im Einzelnen zurückzukommen, wenn ich meine eigenen Resultate vorlege, und darf deshalb schon hier im Voraus auf jene Gegenüberstellung hinweisen. — Ich bin zwar auch in dieser Arbeit in der Lage, gegen eine Reihe von Angaben Hensen's Widerspruch erheben zu müssen, da sein wohl nur mittelmässig erhaltenes Untersuchungsmaterial eine Reihe von Structureigenthümlichkeiten nicht gewahren liess, welche unsere jetzigen Hülfsmittel uns mit voller Sicherheit zu demonstriren erlauben. So hat z. B. — um nur Eines hervorzuheben — auch Hensen die wahren Stäbchen, die voraussichtlich in seinen Objecten zerstört oder doch unkenntlich geworden waren, nicht gesehen; was er dafür hält, gehört, ebenso wie es wohl bei Leuckart und Gegenbaur der Fall war, zu einem ganz andern Abschnitt der Retinazellen. Doch behalte ich mir, wie gesagt, ein näheres Eingehen auf alle die Einzelheiten sowohl meiner Zustimmung wie meines Einspruchs auf die speciellen Fälle vor; es wird sich dort am besten herausstellen, wie eindringend Hensen ein relativ sprödes und undankbares Material auszunutzen verstand, und wie hoch seine Arbeit über die seiner Vorgänger hervorragt.

In dem citirten Aufsatze Hensen's treten die vergleichenden Momente hinsichtlich der Beziehungen des Heteropodenauges zu denen der Cephalopoden und der Gasteropoden i. e. S. vor der eigentlich anatomischen Darstellung etwas in den Hintergrund, ohne indessen völlig zu fehlen. In einem späteren, der Schilderung eines höher entwickelten Typus des Gasteropodenauges gewidmeten Artikel*) führt er seine Ansichten über die zwischen jenen Augenformen bestehenden Homologieen ausführlich vor.

Die letzte hier zu erwähnende Arbeit über unseren Gegenstand ist der bekannte Aufsatz von M. Schultze**), mit dem ich mich schon in der ersten dieser Abhandlungen eingehender zu beschäftigen hatte. Das ganze Auge, oder auch nur die Retina im Ganzen zu behandeln, lag wohl ausserhalb der Absichten des Verfassers; seine Untersuchungen beschränken sich fast ausschliesslich auf die Stäbchen und ihre nächsten Annexe. Das Verdienst der Untersuchung, um es kurz auszudrücken,

---

*) V. Hensen, Ueber den Bau des Schneckenauges und über die Entwickelung der Augentheile in der Thierreihe in: M. Schulze's Arch. f. mikr. Anat. Vol. II 1866 pag. 399—429.

**) M. Schultze, Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden in: Arch. f. mikr. Anat. Vol. V 1869 pag. 1 (für die Heteropoden pag. 18—22 Taf. II).

besteht einfach darin, dass M. Schultze der Erste ist, welcher wirklich die Stäbchen unzweifelhaft gesehen hat; und zwar ist er der Erste, ohne es zu wissen oder zu ahnen. Ferner hat er die Plättchenstructur der Stäbchen, ebenso wie bei den Cephalopoden, im Einzelnen beschrieben. Das ist aber auch Alles, denn was er sonst über das speciellere Verhalten der Stäbchen, wie der „Stäbchenfasern“ zu ihnen mittheilt, beweist nur, wie ihn die so überschwänglich gepriesene Methode der Beschränkung der Untersuchung auf frisches Material im Stiche gelassen und in ein wahres Gewebe irriger Ansichten verflochten hat. Auch darauf wird erst später ausführlicher eingegangen werden können.

Damit habe ich die Uebersicht der früheren selbständigen Untersuchungen über das Heteropodenauge, wenigstens soweit ich von ihnen Kunde erhalten habe, erschöpft. Auf den angeführten Arbeiten fussen auch die zusammenfassenden Darstellungen in Sammelwerken, von denen ich hier nur auf das von Graefe und Sämisch herausgegebene „Handbuch der gesammten Augenheilkunde“, in welchem R. Leuckart*) die Organologie des Auges bearbeitet hat; auf H. Milne-Edwards „Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée etc.“ **), auf J. Chatin „Organes des Sens dans la série animale“ ***); endlich auf das kürzlich erschienene Werk von J. Carrière, „Die Sehorgane der Thiere“ †) hinweisen möchte. In allen den genannten Werken fällt der unverhältnissmässig geringe Raum auf, welcher dem Heteropodenauge im Verhältniss zu anderen Augen zugetheilt ist; am eclatantesten ist dies bei Carrière, wo dem Gasteropodenauge mehr Seiten (21) als dem Heteropodenauge Zeilen (18) gewidmet sind. Chatin erklärt unser Auge für „infiniment plus simple que celui des Gastéropodes“ — gewiss hat er nicht nur keine selbständige Bekanntschaft mit dem Organ gemacht, sondern er scheint auch der Literatur darüber fremd geblieben zu sein — obgleich er reichlich citirt, sogar Autoren, die nicht darüber geschrieben haben.

In der nun folgenden Darlegung meiner eigenen Untersuchungsergebnisse werde ich nun den Nachweis zu führen haben, dass das Heteropodenauge als eines der seltsamsten und eigenartigsten Organe seiner Categorie in der ganzen Thierreihe dasteht, und durch seine in mehr als einer Hinsicht ganz exceptionelle Stellung eine solche aphoristische Behandlungsweise nicht verdient.

*) l. c. Bd. II Cap. VII, pag. 145—301 (Heteropoden pag. 288).

**) l. c. Vol. XII 1876—77 pag. 231.

***) Paris 1880 pag. 637—39.

†) München und Leipzig 1885 pag. 21.

1. Allgemeine Uebersicht des Baues.

Die Form- und Grössenverhältnisse des Heteropodenauges, speciell desjenigen der *Pterotrachea coronata,* können wir mit wenigen Worten behandeln. Unter den verschieden, immer aber eigenthümlich gestalteten Augen der bekannten Heteropoden nehmen die der genannten Form in sofern eine vermittelnde Stellung ein, als die Abweichungen von der typischen Augengestalt, der Kugel oder dem Sphäroid, hier nicht jenen extremen Grad erreichen, wie bei vielen andern. Will man seine Gestalt als eine im Ganzen cylindrische bezeichnen, so wäre hinzuzufügen, dass diese Bezeichnung nur in sofern Berechtigung hat, als sie den Antheil der mittleren, den Glaskörper umschliessenden Region an der Gesammtform, der hier sich mehr geltend macht, als bei den Verwandten, mehr in den Vordergrund treten lässt. Diesem übrigens nach hinten keilförmig comprimirten Cylinder sitzt nach vorn ein durch die Cornea (*Co,* Fig. 1, Taf. I) gebildetes, den Cylinder selbst an Durchmesser übertreffendes und ellipsoidisch gestaltetes; nach hinten aber ein etwa mit einem verbogenen Kahn, der einen stark hervortretenden Kiel (*Ca,* Fig. 1—3) trägt, vergleichbares Stück an; des letzteren wichtigster Bestandtheil ist die Retina. Am Kiele inserirt sich der Nervus opticus (*N. op.* Fig. 1—3).

Den von mir in den Fig. 1—3 gegebenen Abbildungen liegen linke Augen zu Grunde. Dieselben konnten nicht in völlig unverletztem Zustande wiedergegeben werden, da bei der Präparation immer die Cornea einriss; in Fig. 1 ist der Umfang derselben, wie er sich vor der Isolation aus der umschliessenden Gallerte etwa erkennen lässt, durch die Umrisslinie (*Co*) angedeutet; die nach der Freilegung noch erhaltenen zipfelförmigen Ueberreste derselben sind mit *Co'* bezeichnet. — Wenn ich die Fig. 1 als Dorsal-, Fig. 2 als Ventral- und Fig 3 als (äussere) Lateral-Ansicht bezeichne, so darf ich das wohl für das isolirte Auge; für das Organ in situ würden jene Bezeichnungen in sofern nicht völlig zutreffen, als die Axe desselben nicht ganz parallel mit der Körperaxe verläuft und ebensowenig die Ebene, in welche der Kiel etwa fällt, mit der horizontalen Schnittebene des Thieres zusammentrifft. Doch ist dies für uns Nebensache; jene Bezeichnungsweise erklärt völlig verständlich, was damit gemeint ist, und das mag zu ihrer Rechtfertigung genügen.

Diese Abbildungen sind nur nach schwachen Vergrösserungen, sowie nach Exemplaren mittlerer Grösse gezeichnet; die Länge der Augen, exclusive Cornea,

betrug bei dem Durchschnitt meines Untersuchungsmateriales ca. 2—2,5 mm, selten darüber, blieb also um ein Namhaftes hinter den von Leuckart (s. ob.) dafür angegebenen Dimensionen zurück. Auf eine specielle Beschreibung derselben einzugehen, halte ich, da die frühern Darstellungen eingehend genug sind, hier für überflüssig; nur über die eigenthümliche Pigmentvertheilung dürften einige Bemerkungen am Platze sein, obschon auch diese, namentlich durch Hensen, schon ausführlich beschrieben wurde. Dieselbe hilft nämlich nicht unwesentlich zur Erleichterung der Orientirung am Auge, wie eine Vergleichung der Fig. 4 (Taf. I) mit den ersten drei Zeichnungen zur Genüge darthut. Bei dieser Abbildung, welche einem Schnitt in der Ebene des Papiers durch Fig. 3 entsprechen würde, ist fast der gesammte Glaskörper (*G. K.*), sowie der hintere Rand der Linse (*L.*) nebst ihrer unmittelbaren Umgebung noch dargestellt, so dass die wesentlichen Theile alle ausser der Cornea noch in ihren topographischen Verhältnissen übersehen werden können. Die in der Fig. 4 am rechten, mit *D* bezeichneten Rande vom Schnitte getroffenen Theile entsprechen der Ansicht in Fig. 1, sind also dorsal; umgekehrt die des linken Randes (*V*) der Fig. 2, der Ansicht von der Unterseite. Die Buchstaben *a*—*c* correspondiren in allen vier Figuren in der Art, dass sie immer dieselben Dinge bezeichnen; die dorsal auftretenden sind aber durch einen Index (*a'*—*c'*) von den ventral auftretenden (*a*—*c*) unterschieden.

Für die erste Orientirung über die Lage eines isolirten Auges war mir häufig ein Muskel nützlich, der einzige, der mit einer gewissen Regelmässigkeit mit seiner Insertionshälfte am Auge selbst sich zu erhalten pflegte. Es ist ein kleiner dorsaler Retractor (*M. retr.* Fig. 1, 3, 4), dessen Lage aus den Abbildungen ersehen werden mag.

Der mittlere Abschnitt des Auges, der Theil, welcher hauptsächlich vom Glaskörper erfüllt wird, ist es besonders, welcher durch die seltsame Abwechselung pigmentirter und pigmentfreier Stellen auffällt. Von der scharf markirten Ringlinie an, welche die Abgrenzung der Cornea von der früher als Sclerotica bezeichneten umhüllenden Membran des Auges bildet, nach hinten ist die Augenwandung auf ihrer Innenseite mit bald dichter bald sparsamer angehäuftem Pigment imprägnirt; nur in einem nicht völlig geschlossenen Ring von sehr wechselnder Breite an verschiedenen Stellen, dem sog. „Fenster“, fehlt es vollständig. Dieses Fenster beginnt (Fig. 1) auf der Dorsalseite des Augenmantels ungefähr da, wo der Schnabel des Kiels sich schräg gegen diesen Mantel zurückkrümmt; seine vordere Begrenzung bildet gleich einen mächtigen Bogen nach vorn (*a*, *a'*), so dass sie in der Mittellinie der dorsalen Augenfläche fast an die Cornea-Einschnürung heranreicht; in ihrem weitern Verlauf gegen

den lateralen Rand zu geht sie wieder weit zurück (Fig. 3), um sich, auf der Unterseite des Auges angekommen, noch einmal bogenförmig, aber nicht so weit wie auf der dorsalen Seite, nach vorn auszubuchten (Fig. 2), bevor sie sich wieder zum Schnabel des Kiels hinwendet. — Einfacher ist die hintere Begrenzung des Fensters (*c*, *c'* Fig. 1—3); sie folgt im Allgemeinen den etwas unregelmässigen Umrissen des kahnförmigen Augengrundes.

Die dorsale Seite des Fensters ist durch eine dunkle, schmale, intensiv pigmentirte Linie, die *Stria opaca* (Hensen) (*b*, *b'*) ausgezeichnet. Sie entspringt in dem Winkel des Fensters unweit des Kielschnabels, läuft in einem mässig nach vorn geschwungenen Bogen gegen den lateralen Rand hin, über den sie noch ein wenig hinüberzugreifen pflegt, um dann frei zu endigen. Dicht hinter ihr, etwa in ihrer Mitte, inserirt sich der oben erwähnte Retractor. — Die Stria bildet an conservirtem Material meist einen etwas leistenartig vorspringenden Rand (Fig. 3, 4, *b'*); es ist aber nicht unmöglich, dass derselbe lediglich als das Resultat eines Schrumpfungsprocesses des Augeninhalts, dem die Hülle an nachgiebigeren Stellen folgt, aufzufassen ist, dessen Veranlassung in den Härtungsproceduren zu suchen wäre. Ob auch die durch etwas stärkere Pigmentirung ausgezeichneten, von der Vereinigungsstelle des Kielschnabels mit der Mantelfläche des Auges ausgehenden, ziemlich radiär über den Mantel ausstrahlenden Falten (Fig. 1, 2) demselben Umstand ihre Entstehung verdanken, wage ich nicht zu entscheiden. Auch über ein nur auf der ventralen Seite beobachtetes Gebilde, eine Art brückenartiger Verbindung von wechselnder Gestalt zwischen dem Schnabel des Kiels und dem Körper des Auges (Fig. 2, bei *) bin ich nicht im Stande zu sagen, ob es als ein natürliches oder als ein Kunstprodukt aufzufassen sei. — Im Uebrigen kommen, bei aller Constanz in der Anordnung im Ganzen, bei den verschiedenen Exemplaren mancherlei kleine Abweichungen hinsichtlich der Configuration und Ausdehnung des Fensters etc. vor, auf die aber einzugehen nicht der Mühe lohnt.

Wie schon Hensen bemerkte, ist die Wandung des Auges an den auch äusserlich sich so verschieden präsentirenden Stellen auch von verschiedener Beschaffenheit. Fig. 4 giebt uns (bei schwacher Vergrösserung) einen Begriff davon, wenigstens soweit es für unsere unmittelbaren Zwecke erforderlich ist. Oberhalb *a* (am linken, ventralen Schnittrand) und *a'* (am rechten dorsalen), also vor dem Fenster, besteht die Augenkapsel aus einer derbfaserigen Membran, auf welcher innen die ganz niedrigen schwarz pigmentirten Epithelzellen aufliegen. Diese fibröse Membran, für die nach ihrem Bau also der Ausdruck „Sclerotica“ eine gewisse Berechtigung

hätte, wenn seine Anwendung sich nicht aus allgemeinen Gründen verböte, setzt sich in die Cornea fort, wie das Epithel gleichzeitig auf die Innenseite der letzteren, natürlich unter Verlust des Pigmentes. Von *a* und *a'* ab nach hinten besteht die Augenkapsel aus einer structurlosen Cuticula von mässiger Dicke (*C* der Figuren), auf welcher sparsamere oder gehäufte Kerne äusserlich wahrgenommen werden. Ueber die Beziehungen dieser Cuticula zu der fibrösen Membran, zwischen deren Fasern übrigens Kerne eingestreut liegen, kann ich leider keine Auskunft geben. Die Cuticula selbst umhüllt den Rest des Auges allenthalben gleichmässig, zieht auch über den Kiel (die Carina, *Ca.*) hinweg, und lässt sich noch auf den Opticus verfolgen. Die Epithelzellen, die sie inwendig trägt, sind eine Fortsetzung des erwähnten pigmentirten Plasterepithels aus der Umgebung der Linse, aber sie wandeln ihren Charakter insofern um, als aus ihnen theils pigmentfreie, theils pigmentirte Cylinderepithelien von verschiedener Länge des Zellkörpers werden, von andern Modificationen vorläufig ganz abgesehen. Am vordern Rande des Fensters (bei *a*, *a'*) beginnen niedrige, nach hinten rasch wachsende Epithelzellen ohne Pigment; auf der Dorsalseite zeigt die Stria eine schmale, aber nach innen relativ stark vorspringende Verdickung (Fig. 4, *b'*), aus pigmentirten Zellen gebildet, hinter welcher (zwischen *b'* und *c'*) wieder viel dünnere und pigmentfreie Partieen gelegen sind.

In Fig. 4 sind mit *c* und *c'* diejenigen Punkte bezeichnet, über welche nach vorn hinaus meine eingehendere Schilderung sich nicht erstrecken wird. Die nach hinten darauf folgende, beim ersten Anblick ihrem Wesen nach nicht von den vorderen epithelialen Partieen abweichende Region ist pigmentirt, und zwar vorn stärker als mehr gegen die Retina zu; Hensen hat sie als Costae unterschieden, und trennt eine Costa superior von einer inferior jederseits, wozu mir eigentlich kein genügender Grund vorhanden zu sein scheint. In dieser Region liegen, ausser den langgestreckten Pigmentzellen, noch andere sehr merkwürdige zellige Elemente (*Z*, *Z'*) eingelagert, mit denen wir uns später eingehender zu beschäftigen haben werden; hier sei nur vorläufig bemerkt, dass sie auf der Dorsalseite weit weniger entwickelt sind, als auf der ventralen. — Ueber diese Costalregion hinaus nach hinten verdickt sich die Augenwand ganz bedeutend, plötzlich auf der Dorsalseite, mehr allmählig auf der ventralen (Fig. 4, 5); die Costalzellen der ventralen Seite wachsen nämlich nach hinten gegen die Retina zu nach und nach um etwa das 1½fache ihrer Länge, während umgekehrt die bei *c'* ansehnlich langen dorsalen Costalzellen nach hinten zu sich etwa auf die Hälfte ihrer ursprünglichen Länge verkürzen, wodurch der Uebergang in die Retina ein viel plötzlicherer wird. — Auch dies ist Hensen nicht

entgangen, obgleich seine Zeichnung (l. c. Taf. XXI, Fig. 90) die Uebergänge namentlich der dorsalen Seite weniger scharf und ausgeprägt darstellt, als ich sie immer finde. Der hintere Costalrand bildet auch zugleich die Grenze für den Glaskörper.

In directem Anschluss an die Costalregion folgt die Retina (*R*, Fig. 4) mit ihrem Zubehör verschiedener Art; auf sie passt vorzugsweise oder fast allein der Vergleich mit einem Kahn, dessen Kiel (*Ca*) freilich nicht in der Mittelebene liegt, sondern gegen die Dorsalseite hin verbogen erscheint (Fig. 4, 5). Die Höhlung dieses Kahnes ist aber angefüllt bis zu den Rändern hinauf; theils sind es bestimmte Abschnitte der Retinazellen, die wir, nach Analogie, oder, besser gesagt, Homologie mit der Retina der Cephalopoden als Sockel (*Sck.*) bezeichnen wollen, theils sind es die von diesen gebildeten Stäbchen (*St.*). Ueberdeckt wird die ganze Cavität nebst ihrer Ausfüllung von einem membranösen Gebilde, der Membrana limitans (*Lim.*), die zu Elementen, welche zwischen den Retinazellen eingestreut liegen, in genetischer Beziehung steht. Um, oder correcter zwischen den äussern Enden der Retinazellen ziehen sich die Fasern des Opticus (*N. f.*) nach oben, sogar über die Retina hinaus bis zum Rande (*c*, *c*¹) der Costalregion.

Gedenke ich hier noch der unweit der Insertion des Kiels nesterweise eingestreuten Haufen von Ganglienzellen (*Gang.*), so habe ich die wesentlichsten Bestandtheile des Augenhintergrundes aufgeführt; einige mehr untergeordnete, an dem gesammten Aufbau nur in geringfügiger Weise betheiligte können wir füglich noch zurücktreten lassen.

2. Die Retina.

Hinsichtlich der Auffassung der Heteropoden-Retina als Ganzes darf ich wohl die Bemerkung vorausschicken, dass für ihre Beurtheilung für mich die gleichen Gesichtspunkte maassgebend geblieben sind, wie ich sie bisher immer, namentlich auch in der ersten dieser Abhandlungen für die Retina der Cephalopoden vertreten habe. Ich lege also besonderen Nachdruck auf ihren Charakter als Sinnes-Epithel, und scheide das nicht im strengsten Sinne unter diese Rubrik zu bringende von ihr aus.

Im Allgemeinen finden wir die Retinae in Augen mit Bildprojection — Camera-obscura-Augen, wie Carrière sie neuerdings genannt hat — in Gestalt grösserer oder kleinerer Abschnitte von Kugelflächen, auf welche durch die brechenden Medien das Bild wie auf einem Schirm entworfen wird. Legen wir nun durch den Mittelpunkt einer solchen Retina, und senkrecht auf sie, Ebenen, so enthalten diese die optische Hauptaxe; solche Ebenen, in beliebigen Winkeln um die optische Hauptaxe

gedreht, schneiden dann die Fläche der Retina in Kreisabschnitten, deren Krümmung man als die gleiche ansehen kann. Dies gilt natürlich nur für das ideale Schema, dem die Wirklichkeit schwerlich irgendwo völlig entsprechen dürfte.

Sehr auffallend weicht in dieser Beziehung die Retina der Heteropoden, d. h. der Gattung *Pterotrachea*, vom Schema ab, obschon hier kein Zweifel hinsichtlich der Natur ihrer Augen als Camera-obscura-Augen Platz greifen kann. Zunächst überwiegt bei ihr die eine Dimension ihrer Flächenentwickelung die andere in ganz erheblichem Maasse — wie sehr, kann uns ein Blick auf Fig. 6 (Taf. I) lehren, welche die Limitans, die in ihrer ganzen Fläche der Retinaoberfläche conforme Deckplatte derselben, vorstellt. Dieses Uebergewicht der Länge, gemessen in der Richtung des Kiels, über die Breite ist aber bloss eine Seite, und zwar die untergeordnetere; mehr ins Gewicht fallen die fast ebensogrossen Differenzen in den Krümmungen der beiden Dimensionen. Die Krümmung der Retina ihrer Länge nach ist es allein, die man als durch die Bedingungen der Bildprojection auf einen empfindenden Hintergrund veranlasst betrachten darf; diejenige in der Richtung senkrecht auf die Länge, also der Quere nach, steht sicherlich damit in keinem Zusammenhang, da sie für die Aequidistanz der Netzhautelemente vom optischen Mittelpunkte des dioptrischen Systems nicht in Betracht kommt. Von der auffallenden Ungleichheit der Krümmungen der Retina in diesen beiden Richtungen geben die Figuren 1 und 2, verglichen mit Fig. 5 oder 8 einen ungefähren Begriff; in den ersteren ist zwar die Netzhaut nicht als solche angegeben, aber wenn man weiss, dass sie zwischen dem Kiel und der Pigmentzone *c*, *c'*, beiden nahezu parallel, gelegen ist, so ergiebt sich eine Lage des zu diesem Bogen gehörigen Centrums in einer weit vor der Retina selbst gelegenen Gegend, etwa in der Nähe der hinteren Grenzfläche der Linse. Messen wir aber die Krümmung der Retina auf den Querschnitten der Fig. 4, 5 oder 8, am zweckmässigsten nach der Pigmentzone, so liegt der Krümmungsmittelpunkt etwa in der Ebene der Membrana limitans (*Lim.*). Einer oberflächlichen Schätzung nach (genauere Messungen darüber habe ich nicht angestellt) verhalten sich die beiden Krümmungsradien zu einander etwa wie 1 : 8—10, es ergiebt sich also ein Missverhältniss ganz auffallender Art. Die Retina ist demnach, was ihre Biegung anbelangt, füglich mit einer Rinne zu vergleichen, was in der Thierwelt, soviel mir wenigstens bekannt, kaum ein Analogon finden dürfte. — Diese Krümmungsverhältnisse berühren indessen die Projection von Bildern ausserhalb des Auges gelegener Objecte auf die Retina nicht entfernt so, wie man wohl vermuthen könnte; der Einfluss der Rinnenform ist sogut wie vollständig compensirt durch

den Umstand, dass die Rinne selbst die percipirenden Elemente enthält, deren Niveau mit den Rändern der Rinne ziemlich eben abschneidet (vgl. die Querschnitte Fig. 4, 5, 8).

Gehen wir nun zur Besprechung des Baues der Retina im Einzelnen über, so wäre die Bemerkung vorauszuschicken, dass meine Abbildungen nur zwei von den drei möglichen Schnittrichtungen darstellen. Die Figuren 5, 8 und 9 stellen die Retina dar auf Längsschnitten durch das Auge, und zwar senkrecht auf der Ebene des Kieles. Längsschnitte parallel der Ebene des Kieles habe ich zwar ebenfalls hergestellt, sie aber zur bildlichen Wiedergabe nicht instructiv genug gefunden. Die ersterwähnten laufen annähernd sagittal; ich werde sie künftig einfach als Querschnitte (sc. durch die Retina) bezeichnen. Nicht minder instructiv als diese sind die Querschnitte durch das Auge im Niveau der Retina; sie laufen im Allgemeinen dem Kiel parallel, und demnach annähernd frontal. Sie werden im Folgenden als Flächenschnitte durch die Retina besprochen werden.

Querschnitte durch die Retina (Fig. 5, 8, 9 Taf. I) zeigen uns, dass dieselbe, und zwar in ihrer ganzen Länge, in zwei durch eine Spalte (*R. Sp.*) getrennte Hälften zerfällt, eine etwas grössere ventrale und eine kleinere dorsale. Die Retinaspalte setzt sich durch die ganze Tiefe der Retina, von der Limitans bis beinahe zur Lage der Opticusfasern, fort; sie theilt also auch die Stäbchen in zwei Gruppen, welche sich verschieden verhalten (Taf. I Fig. 5, *St.*). Die Stäbchen sind nämlich in Reihen gestellt, und es finden sich bei den Pterotracheen sechs solcher Reihen, von denen vier (*1—4* Fig. 5, 8) zur ventralen, zwei (*5, 6*) zur dorsalen Hälfte gehören. Die dorsalen und ventralen Stäbchen unterscheiden sich aber abgesehen von diesen numerischen Verhältnissen auch dadurch von einander, dass sie ihre freien Ränder einander entgegenkehren. So hat diese Retinaspalte also eine gewisse Bedeutung. Ob sie im lebenden Auge freilich als wirkliche Spalte von Dimensionen wie in meinem conservirten Material auftritt, ist eine Frage, die ich wegen einer Reihe von Befunden, wie Fig. 8 bei den Stäbchenreihen *4* und *5*, die bis zur Berührung mit ihren freien Rändern einander angenähert sind (so fand ich es auch immer bei *Pt. mutica*) eher verneinen als bejahen möchte. — Die hier beschriebene Halbirung der Retina erinnert mich unwillkürlich an die schon vor Jahren von mir geschilderte Theilung der Retina im grossen Stemma der Larve von *Acilius sulcatus**); selbstverständlich handelt es sich hier nur um eine recht oberflächliche Analogie.

*) Untersuchungen üb. d. Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879. pag. 32 Taf. I Fig. 4.

Die Retina selbst besteht aus einer einfachen Lage von Retinazellen (*R. Z.* der Figuren) sensorischer Function, zwischen welchen allerdings noch andere Elemente, denen eine derartige Function nicht zugeschrieben werden kann, eingestreut sind. Jene ersteren sind hinsichtlich der Complication des Baues den letzteren weit überlegen; diese Complication aber entspricht im Wesentlichen völlig derjenigen, welche ich für die Elemente der Cephalopodenretina beschrieben habe. Alle Retinazellen zeichnen sich durch eine zu der Längsaxe der Netzhaut radiäre Stellung aus (vgl. bes. Fig. 5); während die den Grund der Retina bildenden, der Spalte genähert liegenden einen im Ganzen ziemlich geradlinig nach vorn gerichteten Verlauf zeigen, krümmen sich die nach den Seitenrändern hin auf sie folgenden, je weiter nach vorn um so mehr, bis endlich die an die costale Pigmentregion anstossenden einen S-förmig gekrümmten Doppelbogen beschreiben. Immer aber ist der vorderste (oder innerste), der Lichtwirkung ausgesetzte, also auch an der Stäbchenbildung betheiligte Abschnitt im Ganzen nach vorn gerichtet, wie am besten aus den Zeichnungen ersichtlich ist.

Wie bei den Cephalopoden zerfallen auch hier die Retinazellen im engern Sinne in Regionen von verschiedenem Habitus, welche Verschiedenheit so weit geht, dass man bei weniger genauer Betrachtung leicht ebensoviele selbständige, von einander morphologisch völlig unabhängige Schichten zu unterscheiden versucht sein könnte. Ich bezeichne sie im Anschluss an meine erste Abhandlung als a) kernführende Region der Retinazellen (*R. Z.*); b) Region der Stäbchensockel (*Sck.*), und c) Stäbchenregion (*St.*).

Von diesen ist die erstgenannte die am meisten nach aussen liegende; sie bildet die eigentliche compacte Masse der Retina und bedingt deren Rinnenform. Sie ist anscheinend scharf von der Sockelregion abgegrenzt; diese Abgrenzung wird hier ebenso wie bei den Cephalopoden durch eine besondere Bildung markirt, die Grenzmembran (*Gr.* Fig. 9), wozu sich noch eine Anhäufung von Pigment gesellt, welches, wenn unzerstört, jene Membran fast völlig verdeckt. Auch bei den Heteropoden ist die Grenzmembran nur auf Querschnitten als eine Linie von nicht mehr messbarer Dicke wahrnehmbar, und von relativ grossen und vor Allem äusserst dicht gedrängt stehenden Oeffnungen durchbohrt, durch welche die kernführende Region mit derjenigen der Sockel in Verbindung steht. Auf Schnitten parallel ihrem Verlauf ist es mir hier ebensowenig wie bei den Cephalopoden gelungen, etwas von ihr zu Gesicht zu bekommen; dazu ist sie zu zart und durchsichtig. Nur da, wo sie die Retinaspalte quer durchsetzt (Fig. 9), zeigt sie sich einigermaassen deutlich als Membran; zwischen den Retinazellen selbst tritt sie uns höchstens in Gestalt von zarten Pünktchen ent-

gegen — den Querschnitten der winzigen, in der gleichen Ebene liegenden Bälkchen, aus denen sie hier lediglich besteht.

a) Die kernführende Region der Retinazellen (*R. Z.* der Figuren).

Der kernführende Theil der Retinazellen besitzt eine langkonische Gestalt, seine Basis ist nach aussen gegen die Cuticula hin gerichtet, und dicht über ihr findet sich der grosse kugelige oder etwas ovale Kern. Die fast durchweg gleichmässige Form dieses Abschnittes erleidet gewöhnlich nur in der unmittelbaren Umgebung der Retinaspalte gewisse Modificationen: die Retinazellen sind da meist kürzer als an andern Stellen, dafür aber — besonders in der Höhe des Kernes — erheblich dicker, so dass sie fast die Gestalt eines bauchigen Kruges annehmen können (Fig. 9).

Am innern, der Grenzmembran anliegenden Ende besitzen sie eine räumlich geringe, aber nicht scharf umschriebene Anhäufung von körnigem tiefbraunem Pigment, das nur an wenigen Stellen in zerstreuten Körnerzügen durch die Löcher der Grenzmembran hindurch bis in die Sockelregion hineinzuziehen pflegt (Fig. 5).

Zu den in erster Linie bemerkenswerthen Eigenthümlichkeiten dieser Zellregion dürfte das äussere Ende der Zellen selbst gehören, deren Darstellung die Figuren 16 und 17 (Taf. II), sowie die schematisch gehaltene Figur 18 (ibid.) gewidmet sind. Auf den ersten Anblick treten sie sowohl an Quer- wie an Flächenschnitten durch die Retina sehr befremdlich auf, und es ist nicht leicht, die Ansichten, welche die beiden Schnittrichtungen ergeben, zu einer zutreffenden Vorstellung mit einander zu combiniren. Betrachten wir zunächst das einem Flächenschnitt wie Fig. 11ª entnommene Bild in Fig. 17 (Taf. II) als das leichter verständliche, so sehen wir die grössere Mehrzahl der Retinazellen gegen ihr äusseres Ende hin sich gabelig theilen, wobei die beiden Schenkel Bündel von Nervenfasern (*N. f.*) zwischen sich fassen. Dass diese Gabelung Regel ist, ergiebt die unmittelbare Beobachtung; dass sie ausnahmslos vorkomme, möchte ich aber nicht behaupten. Einzelne der Zellen scheinen vielmehr nur den einen der beiden Schenkel entwickelt zu haben, und dann mit einer zweiten analog gebildeten gemeinsam ein Bündel Nervenfasern zu umspannen. — Dass auch von den gewöhnlichen gabelig getheilten auf der Innenseite der Schenkel secundäre Lamellen sich abzweigen, um die grössern Nervenfascikel in kleinere zu theilen, habe ich in der Figur angedeutet.

Ganz anders sehen die Schnitte senkrecht auf die Ebene der vorigen aus, also Querschnitte durch die Retina (Fig. 16' Taf. II). Hier sieht man von dieser

Theilung des Zellenendes wenig oder gar nichts; stellt man so ein, dass man das scheinbare Ende mit voller Deutlichkeit erkennen kann, so zeigt sich dieses, wie in jener Figur angegeben, als mit leichter Wölbung quer abgeschnitten. Nun treten aber, besonders beim Heben und Senken des Tubus, Streifen auf, welche augenscheinlich zu den Zellen gehören, und als ziemlich parallele Büschel durch die nach aussen liegende Nervenfaserlage (*N. f.*) durchtreten, ja die man sogar ohne besondere Schwierigkeit noch in die äusserste, der Cuticula (*C.*) dicht anliegende Schicht (*Retic.*), von der später noch die Rede sein wird, verfolgen kann. Diese Streifen, welche ich als Radiculae, Würzelchen, bezeichnen möchte (*Rad.* der Figg.), lassen sich beim Heben und Senken des Tubus an manchen Stellen ganz gut in ihrem Zusammenhang mit dem Zellenleib nachweisen. und man sieht dann auch, was an der mittleren der fünf in Fig. 16 dargestellten Zellen in etwas gewagter Weise wiederzugeben versucht wurde (wegen der Projection zweier Niveaux in eine Ebene, meine ich), dass zu jedem Streifen eines der scheinbaren Körnchen gehört, welche bei centraler Einstellung der gewölbten Innenseite der Membran an der vermeintlichen Endfläche aufliegen. Daraus aber ergiebt sich, dass diese Körnchen nur die optischen Querschnitte jener Streifen auf einer Biegungsstelle sind.

Die Vorstellung, die ich mir demnach von der Natur dieser Enden machen musste, findet am besten ihren Ausdruck in dem Schema Fig. 18 (Taf. II), das ich perspectivisch zu halten versucht habe. Dass die beiden Schenkel der Zelle, welche gleichsam auf dem Nervenbündel reitet, unmittelbar nach ihrem Divergiren noch eigentliche Lamellen, nicht aber abgeplattete Büschel nebeneinander verlaufender Fasern sind, möchte ich aus Bildern wie Fig. 17 schliessen; weiter nach aussen aber machen sie durchaus den Eindruck, als ob sie in einzelne Fasern zerfielen, die sich noch mehrfach theilen, um sich schliesslich wie Wurzeln mit ihren Enden an die Cuticula, sozusagen als specielle Fixationsorgane, festzusetzen.

Ein zweites Characteristicum von ebenso grosser Bedeutung für diesen Abschnitt der Retinazelle ist die sehr ausgeprägte Längsstreifung, die sich schon bei verhältnissmässig geringen Vergrösserungen bemerklich macht. Sie sehen genau aus wie Bündel relativ grober Fasern, umschlossen von einer ebenfalls ziemlich starken Hülle (der Zellmembran). Ich habe mich bemüht, die Ursache und den Sitz dieser Erscheinung näher zu bestimmen, habe aber bei meinem Materiale nicht diejenige Sicherheit erhalten können, die ich erstrebte. Was ich aber fand, mag in Folgendem auseinandergesetzt werden, um wenigstens für spätere Untersucher durch die Möglichkeit einer bestimmteren Fragestellung die Wege etwas zu ebnen.

In Ansichten wie Fig. 16 macht die Streifung in der Höhe des Kerns den Eindruck, als wäre sie eine lediglich auf die Wandschicht der Zelle beschränkte. Stellt man so ein, dass die Umrisse des Kernes mit voller Schärfe erscheinen, so verschwindet sie völlig; der Kern selbst erscheint dann umgeben von einer ziemlich grob granulirten Plasmamasse, die sich nach oben, gegen die Grenzmembran, allmählig verjüngt, an der Streifung aber nicht participirt. Querschnitte durch die Zelle in dieser Höhe (Fig. 12 Taf. II) zeigen diese centrale Masse durch klare Zwischenräume abgetrennt vom Wandbeleg, mit dem sie aber durch eine Anzahl radiärer Stränge noch in Verbindung steht. In einer gewissen Höhe darüber bieten die Querschnitte ein anderes Bild (Fig. 13 Taf. II); das axiale Plasma ist verschwunden und durch einen Hohlraum ersetzt; die wandständige Lage dagegen ist bedeutend stärker geworden. In der Fläche gesehen erkennt man an dieser Gegend schon, dass die Streifung nicht mehr auf die Mantelfläche der Zelle allein beschränkt ist, sondern sich mehr in das Innere ausdehnt. — Noch weiter nach oben hat sich die Höhlung völlig geschlossen, die Zelle ist solide geworden wie Fig. 20 Taf. II zeigt, und erscheint nun von der Fläche betrachtet durch und durch gestreift. — Nach aussen zu, unterhalb des Kernes, macht die Streifung noch mehr den Eindruck einer blos oberflächlichen, und ich möchte hier nochmals auf die Fig. 16 mit ihren optischen Querschnitten der Streifen in der Einbuchtung der Zelle hinweisen. Diese Streifen aber sind die Radiculae, resp. lassen sich in diese verfolgen, und so ist es natürlich, dass ich die Streifung überhaupt mit der Bildung dieser Radiculae in Zusammenhang zu bringen geneigt bin. Ich denke, ich habe oben schon zur Genüge angedeutet, dass ich die Fasern, in welche die Retinazellen terminal zerfallen, nicht wie einige Forscher in solchen Fällen gethan haben, als Nervenfasern betrachte; die Consequenz ist, dass ich auch die fibrilläre Zerklüftung der Retinazelle nicht als eine Andeutung ihres Zerfalls in, resp. ihrer Zusammensetzung aus feinsten Nervenfibrillen ansehen kann, und also ganz besonders M. Schultze entgegentreten muss, der diese Interpretation mit besonderem Nachdruck vertrat, obwohl dafür weder ein logisch zwingendes Moment noch eine genügende Beweisführung auf der Basis der Thatsachen geltend gemacht werden konnte. — Ueber meine eigenen Resultate hinsichtlich der Innervation soll weiter unten gehandelt werden.

b) Die Region der Stäbchensockel (*Sck.* der Figuren).

Die Ausfüllung des rinnenförmigen, einerseits von der Grenzmembran, andererseits von der Limitans umschlossenen Hohlraums kommt grösstentheils auf Rechnung der Stäbchensockel. Wenn ich hier die Bezeichnung „Sockel“ beibehalte, trotzdem weder ihre Form noch ihre unmittelbare Beziehung zu den Stäbchen die Anwendung gerade dieses Ausdruckes nahe legt, so geschieht dies nur aus dem Grunde, weil ich sie als die Homologa der gleichnamigen Gebilde im Cephalopodenauge betrachten muss.

Verglichen mit den kernführenden Abschnitten der Retinazellen sind die Sockel relativ einfach hinsichtlich ihres Baues. Sie stellen (Fig. 5, 9 [Längsansichten], 14 [Querschnitte bei *Sck.*]) längere und kürzere, meist prismatisch comprimirte Körper dar, die von der Grenzmembran sich erhebend gegen die Höhlung des Bulbus hin unter einer mehr oder weniger ausgesprochenen Biegung leicht convergiren. Ihre Hülle ist viel zarter als die der kernführenden Abschnitte; wie diese letzteren, zeigen auch sie eine deutliche Längsstreifung, die sich aber auch weit schwächer und feiner ausprägt, als die an jenen beobachtete. Dass sie direkt aus dem kernführenden Theil hervorgehen, nicht etwa selbständige Zellindividuen sind, lässt sich mit voller Sicherheit nachweisen: einmal sind sie kernlos, und dann lässt sich mit starken Vergrösserungen an dünnen Schnitten der unmittelbare Uebergang in einander durch die Lücken der Grenzmembran in unverkennbarer Weise demonstriren.

Etwas complicirter und schwieriger zu interpretiren ist das andere Ende des Sockels, das an die Stäbchen angrenzende.

Dass die Stäbchen in Längsreihen angeordnet sind, ist schon oben bemerkt worden. Die Stäbchenreihen theilen nun (auf Querschnitten durch die Retina) die Sockel in ebensoviele Gruppen, als Reihen vorhanden sind, also ebenfalls sechs. Zu je einem Stäbchen des Querschnittes gehören sämmtliche hinter ihm liegende Sockel, die in demselben Querschnitte liegen; in den Figg. 5 und 9 ist die Art ihrer Zusammengehörigkeit besonders deutlich zum Ausdruck gebracht. Die in der Fig. 5 mit den Ziffern *1—4* bezeichneten Stäbchen liegen auf der ventralen Seite der Retinaspalte; sie kehren ihre freien Ränder nach der Dorsalseite, mit ihren ventralen Rändern sind sie mit den zu ihnen gehörenden Sockelenden verbunden; bei den dorsalen Stäbchen *5* und *6* ist es gerade umgekehrt. Nun laufen aber Sockel und Stäbchen, wie die Figuren zeigen, nicht mit einander parallel, sondern sie bilden einen spitzen, nach aussen offenen Winkel mit einander, und so kommt es, dass die schräg zu den Stäbchen ansteigenden Sockel mit ihren Enden sich über-

einanderlegen; so kommt es ferner, dass die einzelnen Sockel jeder Gruppe in demselben Verhältniss an Länge zunehmen, als sie von der Retinaspalte entfernter liegen. Ein Blick auf die Figuren, bes. Fig. 9, wird dies deutlicher machen, als die ausführlichste Beschreibung es könnte.

Ob die zwischen den Stäbchenreihen befindlichen Sockel regelmässige und constante Zahlenverhältnisse aufweisen, habe ich nicht constatiren können. Im Allgemeinen scheinen je etwa 6—8 Sockel mit je einem Stäbchen in Connex zu stehen.

Wie schon oben erwähnt, tritt das Pigment auch aus der kernführenden Region der Retinazellen heraus, um sich in die Sockel zu verbreiten. Dies geschieht aber im Ganzen nur in spärlicher Weise, in lockeren Körnchenzügen, die sich besonders am Sockelrande der Stäbchen bemerklich machen, und auch nach der Pigmentzerstörung dort eine leichte Granulation hinterlassen (Fig. 9). Ob diese Pigmentvertheilung auf eine Wanderung der Körnchen intra vitam, je nach dem physiologischen Zustande der percipirenden Endorgane des Opticus, nach Analogie mit andern Thieren bezogen werden muss, können natürlich nur Untersuchungen am lebenden Thiere feststellen.

Zu den Querschnitten durch eine Anzahl Sockel in Fig. 14 habe ich nur zu bemerken, dass die etwas zu kräftig ausgefallene Punktirung auf die fibrilläre Zerklüftung des Inhaltes derselben mit Sicherheit zurückgeführt werden konnte.

c) Die Stäbchen (*St.* der Figuren).

Unter den Eigenthümlichkeiten des Heteropodenauges nehmen die Stäbchen sowohl hinsichtlich ihrer Anordnung wie auch ihres Baues eine besonders hervorragende Stellung ein, und es ist kaum zu viel behauptet, wenn man sie — besonders in letzterer Beziehung — als die seltsamsten ihrer Art, und in der ganzen Thierreihe bis jetzt wenigstens als völlig alleinstehend bezeichnen will.

Die schon mehrfach erwähnte Anordnung der Stäbchen in sechs die ganze Retina ihrer Länge nach durchsetzenden Reihen findet nicht nur auf Querschnitten durch dieselbe, sondern womöglich noch prägnanter auf Flächenschnitten ihren Ausdruck. In Fig. 11ª (Taf. II) habe ich ein Stück eines solchen, und zwar von einem relativ kleinen Auge bei mässiger Vergrösserung abgebildet; wieviel vom ganzen Schnitte wiedergegeben ist, erkennt man aus einer Vergleichung mit Fig. 11ᵇ, die den ganzen Schnitt bei schwacher Vergrösserung wenigstens in den Umrissen und mit Eintragung der Stäbchenreihen als einfache Linien zeigt. Der Schnitt stammt aus einem Niveau der Retina, das etwa der halben Stäbchenhöhe entsprechen mag;

von den mit den Ziffern *1—6* bezeichneten Stäbchenreihen der Fig. 5 sind nur die Reihen *2—6* durch den ganzen Schnitt, die mit *1* bezeichnete dagegen nur an zwei kürzeren Stellen getroffen worden. Während durch den grössten Theil des Schnittes hindurch die Reihen annähernd parallel streichen, zeigt sich im obern Theile der Figur, welcher dem äussern Augenrande entspricht, eine auffallende sozusagen gegen einen Punkt hin gerichtete Einschnürung derselben, welche sich besonders stark an den vier ventralen ausspricht. Was die Ursache dieser localen Convergenz sein mag, ist mir unbekannt geblieben; ich möchte aber schon hier darauf hinweisen, dass sie sich auch an der Stäbchenseite der Membrana limitans (Fig. 6, bei **) ausprägt. — Ferner zeigen uns derartige Schnitte auch die fast bis zur Berührung dichte Annäherung der Stäbchen der gleichen Reihen an einander, wodurch jede Reihe fast das Aussehen der Claviatur eines Pianos erhält: weit grösser sind — mit Ausnahme der Reihen *4* und *5* — die Distanzen zwischen den Stäbchen verschiedener Reihen.

In Längsansichten wie auf Querschnitten zeigen die Stäbchen ein starkes Lichtbrechungsvermögen; die leicht gelbliche Farbe derselben in meinem Materiale mag Folge der Conservirungsproceduren sein. Am Limitans-Ende schneiden sie in allen Reihen so ziemlich im gleichen Niveau ab, während ihre Entwickelung nach aussen hin durch den Verlauf der Grenzmembran bestimmt wird. So erhalten die mittleren Reihen (*3—5*) gegenüber den mehr randständigen (*1, 2, 6*) ein Uebergewicht in der Längsentwickelung, das durch die ganze Retina anhält. Im Ganzen sind die einzelnen Stäbchen ziemlich geradlinig; eine leichte, bald covexe, bald concave, Schweifung ihres freien Randes mag zwar im Leben vorhanden sein, scheint mir aber ebensowohl auf eine leichte Schrumpfung der Weichtheile, namentlich der Sockel, sich zurückführen zu lassen.

Die Breite der Stäbchen variirt vielfach, im Allgemeinen aber nimmt sie von der Grenzmembran an, in deren Nähe sie abgerundet endigen, gegen die Limitans hin stetig zu. Eine plötzliche ganz auffallende Verbreiterung in der Nähe der Limitans habe ich öfters an den Stäbchen der *1.* und der *6.* Reihe bemerkt.

Ebenso unterliegt die Dicke der Stäbchen mancherlei Schwankungen an verschiedenen Stellen, durchschnittlich ist sie aber um ein beträchtliches geringer als die Breite. Ich verweise hierüber auf die Figuren 11[a], 14, 15 *A—C*, wo eine Auswahl verschiedener beobachteter Formen geboten ist.

Die auf Querschnitten durch die Retina bemerkbare radiäre Convergenz der Stäbchen der verschiedenen Reihen gegen die brechenden Medien zu dürfte wohl

mit der Richtung der Lichtstrahlen, von denen sie nach Maassgabe der Brechungsindices und Krümmungen jener Medien durchsetzt werden, in Zusammenhang zu bringen sein. Eine ähnliche Convergenz zeigen auch Schnitte in der Ebene der Stäbchenreihen an den beiden Enden.

Sehr stark war bei meinem gesammten Material die Querstreifung oder Plättchenstructur ausgeprägt, so wie ich sie noch nie bei conservirten Thieraugen zu sehen Gelegenheit hatte. Sie ist schon bei relativ geringen Vergrösserungen deutlich zu erkennen; aber auch die Anwendung selbst der kräftigsten Objective hat mich nicht wesentlich über das schon mit Hülfe schwächerer gewonnene hinausgeführt, so dass ich der Raumersparniss wegen in Fig. 9 Taf. I eine Wiedergabe nach einer nur mässigen Vergrösserung wählen konnte. Die Stäbchen bilden demnach eine Säule, aufgebaut aus einer grossen Anzahl von äusserst dünnen Plättchen von annähernd rechteckiger Gestalt und verschiedener Grösse in den verschiedenen Höhen der Stäbchen. An den freien Rändern derselben sind sie ganz genau aufeinandergepasst, und selbst bei conservirtem Material so innig mit einander verlöthet, dass die Grenzen zwischen ihnen kaum zur Wahrnehmung gelangen. An den Sockelrändern aber findet eine bedeutende Lockerung des Zusammenhangs der Plättchen unter sich statt, die bis zu einer Art Aufblätterung, wie zwischen den Seiten einer stark zerlesenen Broschüre, zu führen pflegt; ferner wechseln mehr vortretende mit weniger hervorspringenden Plättchen unregelmässig ab, kurz, der Sockelrand erhält dadurch ein ganz anderes Aussehen als der freie. Dazu kommt noch gewöhnlich eine merkliche Verdickung der hervortretenden Enden der Plättchen, so dass sie bei der starken Lichtbrechung einen besonders charakteristischen Habitus erhalten. Im Leben mögen die einzelnen zarten Lamellen wohl weit regelmässiger über einander geschichtet sein als ich sie hier beschrieben habe.

Für die morphologische Deutung der Stäbchen sind ihre Beziehungen zu den Sockeln, und damit zu den Retinazellen überhaupt, unbedingt maassgebend. Diese Beziehungen sind hier derart, dass sie uns die Anerkennung eines Novum, für das wir meines Wissens wenigstens in den bisher bekannten Augen der Thierwelt kein Analogon finden, geradezu aufzwingen. Wir kennen, soweit überhaupt nur Stäbchen im Thierauge vorkommen, die Abhängigkeit derselben von ihren Bildungselementen, den Retinazellen, als eine allgemeine Erscheinung; wir kennen nicht minder die als Rhabdome bezeichneten Stäbchencomplexe, zurückführbar auf eine Anzahl von einfachen, aber ihrer Länge nach innig mit einander vereinigten Einzelstäbchen, zu denen soviel Retinazellen gehören, als Stäbchen in ihre Bildung eingegangen sind.

Nun machen hier zwar die Stäbchen, abgesehen von ihrer Plättchenstructur, einen durchaus einheitlichen Eindruck: nirgends verräth uns eine besonders markirte Trennungslinie eine Zusammensetzung aus mehreren Stücken. Und trotzdem müssen wir sie als zusammengesetzt betrachten, und zwar als zusammengesetzt aus ebensoviel Stücken, als Sockelenden mit ihnen in Verbindung treten; die Stücke sind aber in der Richtung der Stäbchenaxe auf einander geschichtet, und nicht, wie bei den Rhabdomen, um eine gemeinsame Axe gruppirt. Zeigen letztere, wenn ich so sagen darf, eine antimerische Anordnung ihrer Componenten, so besitzen die Heteropodenstäbchen eine metamerische. Zu den einfachen Stäbchen gewöhnlichen Schlages aber verhalten sie sich wie eine aus Trommelstücken gebildete zu einer monolithischen Säule.

Diese Deutung mag beanstanden, wer mit den in Bezug auf diese Verhältnisse angestellten Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Sehorganes nur eine relativ geringe Vertrautheit besitzt; ihm mag das Fehlen des Nachweises der Trennungsflächen zwischen den einzelnen Stäbchenstücken von grösserer Bedeutung scheinen, als mir. Für mich sind aber die Verhältnisse der Sockelenden zu den Stäbchen von einzig entscheidender Bedeutung.

Ich kenne in der Thierwelt nur ein einziges Beispiel, welches eine gewisse, aber sehr entfernte, Aehnlichkeit mit den hier geschilderten Verhältnissen aufzuweisen hat, nämlich das Rhabdom in dem Auge eines Myriapoden, der *Scutigera* (*Cermatia*) *araneoides*, das ich früher*) ausführlich beschrieben habe. Dort ist nämlich das Rhabdom der Einzelaugen oben trichterartig und hohl, unten aber solid; die Trichterhöhlung wird von einer grössern Anzahl Einzelstäbchen ausgekleidet, an welche sich unten nur wenige anschliessen. Zwischen beiden ist aber eine scharfe Trennungslinie nachweisbar, so dass das Rhabdom sich sozusagen aus zwei Etagen aufbaut. Indem ich wegen des Näheren auf jene Arbeit selbst verweise, glaube ich nicht nöthig zu haben, die bedeutenden Differenzen zwischen den beiden Fällen erst ausführlich commentiren zu müssen.

Meine in vorstehenden Zeilen niedergelegten Ansichten über den Bau der Retina im engern Sinne stehen, wie schon in der historischen Uebersicht bemerkt, in vielen Punkten mit denen meiner Vorgänger, Hensen und M. Schultze, in Widerspruch — einige nähere Ausführungen mögen zeigen, wie weit dieser geht.

---

*) H. Grenacher, Ueber die Augen einiger Myriapoden; in Arch. m. mikr. Anatomie. Vol. XVIII. 1880. pag. 415—467. Taf. XX—XXI. Vgl. bes. pag. 449 u. ff., Taf. XXI Fig. 15—19.

Hensen (l. c. pag. 215) sieht auch die Heteropodenretina für eine geschichtete an, und er zählt fünf solcher Schichten auf, von denen aber nur zwei mit den Bildungen zusammenfallen, die vorhin ausführlich geschildert wurden. Diese sind: die Cylinderzellen und die Stäbchen, während seine Sternzellenschicht, Faserschicht und die Stäbchenzellen zu besprechen hier noch nicht die Zeit gekommen ist.

Hensen's Cylinderzellen fallen zusammen mit meinen kernführenden Abschnitten der Retinazellen. Es ist ihm weder die Streifung derselben („sie sehen so gestrichelt aus, als wenn sie aus lauter parallel nach den Stäbchen zu laufenden Nervenfibrillen beständen") entgangen, noch die Bildung der Ausläufer (Radiculae), die er als feine, zwischen den Nervenbündeln hindurch gegen die Hüllhaut verlaufende Fasern beschreibt — freilich ohne sich ganz vergewissern zu können, ob sie zu den Cylinderzellen gehören oder blos zwischen ihnen liegen. Ihres Aussehens halber hält er sie auch für Nerven (l. c. pag. 216).

Dass seine „homogenen, rundlichen, langgestreckten" Stäbchen nicht mit meinen Stäbchen, sondern mit den als Sockel bezeichneten Abschnitten der Retinazellen identisch sind, ergiebt sich zur Evidenz aus seinen Figuren 90, 91, 92 *B* (Taf. XXI); seine Bemerkung im Text, dass in der Regel an den Präparaten die meisten derselben zerstört waren, namentlich an den äussern Enden, die Fig. 90 also nicht wirklichen Präparaten entspreche, kann mich Angesichts meiner eigenen Befunde an ungenügend conservirtem Material (vgl. Fig. 8 Taf. I) in dieser Auffassung nur bestärken. Wären die wirklichen Stäbchen in Querschnitten, wie Hensen einen abbildet, noch erhalten gewesen, so wären sie ihm sicherlich nicht entgangen, und ihre eigenthümliche Vertheilung ebensowenig.

Dass M. Schultze zuerst und unzweifelhaft die wahren Stäbchen beobachtet hat, und zwar ohne zu wissen, dass er der erste sei, wurde schon früher betont. Ich kann mir dies nur aus der Mangelhaftigkeit seiner eigenen Untersuchungen erklären, an der sein mit Vorliebe betriebenes Studium nur frischen Materiales wohl stark betheiligt sein dürfte. Gestützt auf dieses, hat er für die Stäbchen gerade die wichtigsten Dinge übersehen oder irrig gedeutet; wäre seine Untersuchung eine glücklichere zu nennen, so hätte ihm unmöglich entgehen können, dass dasjenige, was die Autoren vor ihm als „Stäbchen" bezeichnen, von den seinigen weit verschieden ist. — Sonst ist seine Beschreibung der „Stäbchenfaser", wie er unsern kernführenden Abschnitt der Retinazelle nennt, relativ die einwandfreiste; sie entspricht im Ganzen der unserigen, nur glaubt er den Nachweis erbracht zu haben, dass ihr äusseres Ende in der Nervenfaserlage selbst aufhöre, und dass das Bündel feinster Nerven-

fibrillen, aus welchen die „Stäbchenfaser“ bestehen soll, mit den Stäbchen in directer Verbindung stehe (l. c. pag. 22). — Den eigentlich wunden Punkt der Darstellung von M. Schultze bilden aber hauptsächlich die Beziehungen der „Stäbchenfaser“ zum Stäbchen, sowie dieses selbst. Da er das gleiche Material wie ich selbst benutzt hat, so kann ich mit voller Sicherheit behaupten, dass das Stäbchen nicht, wie er will, zu einer, sondern zu einer ganzen Anzahl von „Stäbchenfasern“ in dem Verhältniss der genetischen Abhängigkeit steht; ferner, dass seine Ansicht über den Bau des Stäbchens, welches nicht aus Lamellen sich aufbauen, sondern nur einen aus eigenthümlich gebogenen dünnen Querfasern gebildeten Mantel, eine Art von Hohlkehle, um eine fibrilläre Axe bilden soll, irrig ist. Diese Axe möchte ich auf die Sockel zurückführen; wenigstens weiss ich seine „aus isolirbaren Fibrillen bestehenden Gebilde, welche entweder kurz abgerissen gefunden wurden, oder in Form von langen Faserbündeln in die Stäbchenschicht eindringen“ (l. c. pag. 20) allenfalls nur mit diesen in Einklang zu bringen.

3. Die Innervation der Retina.

Zwischen den Nervus opticus und die Lage von Nervenfasern, welche unterhalb und zwischen den Basen der Retinazellen verläuft, schiebt sich noch die kielförmige, uns schon als Carina bekannte Nervenmasse ein; aus ihr erst erheben sich jene Faserbündel, die als becherförmige Hülle nicht nur die Retinazellen überziehen, sondern sich auch theilweise über diese hinaus in die beiderseitigen Costalregionen fortsetzen (*N. f.*''), bei deren Besprechung wir ihnen wieder begegnen werden.

Zwischen der Faserlage der Retina, aber nur in ihrer dorsalen Hälfte, unweit des untern Endes der Retinaspalte, begegnen wir einer Anhäufung von kleinen Ganglienzellen (*Gang.* Fig. 5, 10) mit nach verschiedenen Seiten hin gerichteten Ausläufern. Nach aussen gegen die cuticulare Augenhülle hin werden die Nervenbündel der Retina begrenzt von einer netzartig granulirten Masse, dem Reticulum (*Retic.* Fig. 5, 10, 11^{a}, 16, 17), das ich, obschon ich ihm keine andern als topographische Beziehungen zu den Nervenfasern zuschreiben kann, doch bei dieser Gelegenheit besprechen werde.

Ueber die Carina (*Ca.*) habe ich nur sehr wenig zu bemerken; ich habe darauf verzichtet, sie in den speciellen Kreis meiner Untersuchungen hineinzuziehen, da es mir ein aussichtsloses Unternehmen schien, dem Verlauf ihrer Faserzüge nachspüren zu wollen. Ich kann fast nur das wiederholen, was Hensen früher von ihr aussagte; dass sie nämlich ihrer ganzen Länge nach von unregelmässig geformten

Spalträumen durchzogen wird (Blutsinussen), deren Lumen von zarten, ebenfalls unregelmässigen Bälkchen durchsetzt ist, zwischen denen sich gelegentlich amöboid geformte Zellen (Blutkörperchen) zu finden pflegen.

Aus der Verwachsungsfläche der Carina mit der eigentlichen Retina erheben sich die Nervenfasern, welche die Elemente der letzteren zu versorgen in erster Linie bestimmt sind, in Bündelform nach oben aufsteigend. Da diese Verhältnisse besonders auch hinsichtlich der Betheiligung der basalen Ausläufer der Retinazellen an der Bildung dieser Bündel schon früher besprochen worden sind, so kann ich mich mit dem Hinweis auf das Gesagte begnügen. Nur zur Orientirung über einige specielle Punkte möchte ich noch zu Fig. 17 (Taf. II) bemerken, dass die kleinsten Felder der Nervenquerschnitte (*N. f.*) nicht solche der einzelnen Fasern darstellen, da diese, an der sonst günstigen Stelle, durch etwas schrägen Faserverlauf weniger deutlich hervortraten; zu dem Schema Fig. 18 (Taf. II) aber, dass hierbei von der Darstellung der Bildung secundärer etc. Fascikel abgesehen werde.

Als eine Frage von sozusagen principieller Bedeutung stellt sich die nach der Art der Verbindung zwischen Nervenfaser und Retinazelle heraus. Gerade hier war es besonders wichtig zu wissen, ob wirklich, wie von Forschern wie Hensen und M. Schultze behauptet worden ist, jede Retinazelle sich mit einer Mehrzahl von Nervenfasern in Verbindung setze? Für mich persönlich hatte diese Frage noch insofern ein specielles Interesse, als ich bei meinen frühern Untersuchungen, wo überhaupt eine Verbindung constatirt werden konnte, immer nur den Uebergang einer einzigen Nervenfaser in eine Retinazelle nachzuweisen in der Lage war — ein Resultat, das, abgesehen selbst von seiner empirischen Begründung durch die Beobachtung, weit eher mit der functionellen Deutung des Retinaelementes als physiologischer Einheit für die Perception in Einklang zu bringen ist, als ein Uebergang in mehrere, resp. zahlreiche Fasern.

Auch in unserm Falle ist mir dieser Nachweis gelungen, und zwar, wie ich glaube, in unanfechtbarer Weise. An in gewöhnlicher Weise conservirtem Material wäre es mir freilich schwerlich geglückt, aber auf die oben angegebene Weise, bei Längsschnitten (parallel dem Faserverlauf) durch Augen, die durch stärkere Einwirkung von verdünnter Salzsäure stark aufgehellt sind, ist es eine nicht allzuschwere Aufgabe. Verfolgt man die aufsteigenden Bündel von Nervenfasern an solchen Schnitten, wie Fig. 16 (Taf. II) einen darstellt, mit besonderer Beachtung des innern Randes derselben, so sieht man bald hier, bald dort eine einzelne Faser sich von dem Verbande mit den übrigen loslösen, und unter leichter Erweiterung in die Basis

einer Retinazelle eintreten (*N. f.*'). Die Eintrittsstelle ist immer eine constante, sie liegt gerade in der Einbuchtung zwischen den beiden Schenkeln der Zelle, wie es im Schema Fig. 18 bei *N. f.*' dargestellt ist. Das Auffinden der Stelle hängt, abgesehen von der Natur des Präparates, grossentheils auch von der Genauigkeit der Focuseinstellung ab: sieht man die Radiculae im Zusammenhang mit der Zelle, so fällt die Eintrittsstelle der Nervenfaser ausserhalb des Focus, und umgekehrt. — Dass man auf Schnitten wie Fig. 17, wo die Nervenfasern quer getroffen sind, diese Vereinigung zu sehen nicht erwarten darf, ergiebt sich von selber.

Nach meinen früher mitgetheilten Erfahrungen über die Forsetzung der Nervenfaser durch die Retinazelle hindurch bei Cephalopoden, bei denen sie bis zwischen die Rhabdome hinein sich erstrecken, glaubte ich auch hier die Möglichkeit, ja bis zu einem gewissen Grade die Wahrscheinlichkeit eines analogen Verhaltens offen halten zu müssen, und ich habe demgemäss meine Aufmerksamkeit ganz besonders daraufhin gerichtet. Es ist mir aber nicht gelungen etwas zu beobachten, was ich in diesem Sinne hätte auffassen müssen. Man darf dabei aber nicht vergessen, dass die Beschaffenheit der Retinazellen, besonders hinsichtlich ihrer Querschnitte sowohl in der kernführenden wie in der Sockelregion, einer solchen Aufgabe gegenüber die denkbar ungünstigste ist: das Auffinden einer einzelnen Nervenfaser in dem Durcheinander so vieler andern Fasern ist so gut wie unmöglich, wenn sie sich nicht durch besondere Kennzeichen, wie besonders auffallende optische Eigenschaften, oder grössere Dimensionen von den übrigen abhebt. Eine definitive Feststellung muss also späteren Forschungen überlassen bleiben.

Die hinter der dorsalen Retinahälfte in die Faserzüge des Opticus eingelagerten Ganglienzellen (Fig. 5, 10, *Gang.*) gehören zu den kleineren ihrer Categorie. Auf Querschnittserien durch das Auge finden sie sich in jedem Präparat, wenn auch in wechselnder Anzahl; nur selten rückt eine oder mehrere hinter der Retinaspalte etwas in die ventrale Retinahälfte hinüber (Fig. 5). In Fig. 10, wo der linke Rand der Zeichnung der Dorsalseite entspricht, habe ich mit möglichster Genauigkeit die fraglichen Zellen mit ihrer bald rundlichen, bald birnförmigen Gestalt, mit ihren bald nur einfach, bald doppelt vorhandenen (oder besser, sichtbaren) Fortsätzen dargestellt. Gleichzeitig zeigt die Zeichnung auch, dass die Zellen sich nicht allein auf das Gebiet der Opticusfasern beschränken, sondern sich auch tief in das nach aussen von diesen gelegene Reticulum einsenken können. — Das ist Alles, was ich von ihnen weiss; ihre Natur als Ganglienzellen, trotz ihrer durch die Localisirung an eine bestimmte Stelle noch besonders dunkeln Function, zu beanstanden, scheint keine Veranlassung vorzuliegen.

Mit dem Namen Reticulum (*Ret.* Fig. 5, 10 Taf. I; Fig. 11[a], 16, 17 Taf. II) bezeichne ich eine besondere, zwischen Cuticula und Nervenfasern sich einschaltende Lage, deren Erstreckung nach vorn so weit wie die Retina selbst reicht, die sich nach innen auch noch auf die Carina fortsetzt. Den Namen wählte ich wegen des sehr engmaschigen, wenig deutlichen feinen Netzwerkes von Fasern, aus dem sie besteht, und welches von feineren und gröberen Körnchen durchsetzt ist. (Die Maschenbildung tritt, beiläufig bemerkt, sowohl in den Präparaten wie in meinen Originalzeichnungen deutlicher hervor, als auf den nach letzteren angefertigten Tafeln; der Lithograph hat den Habitus nicht prägnant genug wiedergegeben.) In ihr eingelagert finden sich sparsame Kerne. Mit den Radiculis der Retinazellen, von denen sie der Dicke nach durchsetzt wird, bildet sie sozusagen ein Ganzes, ein combinirtes, nicht leicht zu classificirendes Gewebe von filzartiger Textur. Dasselbe zur Nervensubstanz morphologisch oder functionell in Beziehung zu bringen, scheint mir kein Grund vorzuliegen; schon deshalb widerstrebt es mir, weil, wie wir nachher sehen werden, ein grosser Theil der Nervenfasern sich über die Retina hinaus, in die Costalregionen beider Flächen, fortsetzt, ohne von dem Reticulum selbst soweit begleitet zu werden, was man doch bei der Annahme von Beziehungen engerer Art in diesem oder in jenem Sinne wohl erwarten müsste. Am meisten bin ich geneigt, in ihm eine Art von Bindesubstanz zu sehen, vergleichbar dem auch schon mit diesem Namen bezeichneten Gewebe in der Retina der Cephalopoden, wo dasselbe ebenfalls in analoger Beziehung zu den Innervationsenden der Retinazellen sich findet, wenn auch nicht so scharf räumlich abgegrenzt und so compact (vgl. Abhdlg. I Fig. 9).

Ueber die Art, wie Hensen und M. Schultze sich den Modus der Innervation der Retina vorstellen, habe ich mich schon oben ausgesprochen. — Im Uebrigen beschreibt Hensen die Lage der Nervenfasern und ihren Verlauf parallel der Cuticula (Hüllhaut) genau so wie ich es gethan. Anders aber als bei mir lautet seine Beschreibung des Reticulum; dasselbe ist identisch mit seiner „Sternzellenschicht“ (l. c. pag. 217, Taf. XXI Fig. 91, *c*), welche nach ihm aus „kleinen rundlichen Zellen“ bestehen soll, deren ziemlich dicke Ausläufer in die Nervenlage verfolgt werden konnten; zwischen den Zellen erwähnt er noch eine körnige, als Querschnitte von Nervenfasern gedeutete Masse. Dass ich diese Darstellung mit meinen eigenen Resultaten nicht vereinbaren kann, liegt auf der Hand; ich möchte fast annehmen, Hensen habe die an einer Stelle wahrgenommenen Ganglienzellen, deren er sonst als solcher keine Erwähnung thut, für ein wesentliches Attribut dieser Lage, statt für eine blos locale Einlagerung derselben gehalten, und darnach ihren Charakter bestimmt.

4. Die Membrana limitans und ihre Bildungselemente.

Die Limitans (Membrana homogenea) im Heteropodenauge wurde von Hensen entdeckt, und im Wesentlichen so correct beschrieben, dass ich, soweit es sie selbst angeht, nur wenige Nachträge dazu liefern kann. Dagegen dürften die Beiträge zur Erläuterung ihrer Genese vielleicht ein besseres Verständniss ihrer morphologischen Beziehungen, namentlich auch zur gleichnamigen Membran im Cephalopodenauge, anzubahnen im Stande sein.

Die Limitans liegt, wie besonders Querschnitte durch die Retina (vgl. Fig. 4, 5, 8 Taf. I, *Lim.*) deutlich zeigen, den Enden der Stäbchen und Sockel durch die ganze Retina hindurch innig auf, und trennt sie so vom Glaskörper (*G. K.*). Wenn sie in den mit Reagentien behandelten Augen weder die ganze Fläche der letzteren bedeckt, noch sich derselben dicht anschmiegt, sondern stellenweise einfach gewölbt oder in Falten erhoben sich darüber hinzieht, so sind dies sicher lediglich durch die technischen Proceduren verursachte Veränderungen.

Die Form der Limitans als Ganzes zeigt uns Fig. 6 (Taf. I). Die Abbildung ist mit schwacher Vergrösserung nach einem Präparat entworfen, das seine Entstehung der oben geschilderten Procedur (durch starke Säureeinwirkung verursachtes Herausquellen des Glaskörpers) verdankt. Nur am schmalen Ende ist ein kleiner Rest des letzteren haften geblieben; bei * zeigt sie eine kleine Verletzung. Das obere Ende entspricht dem äussern, das untere dem innern Ende der Retina; von aussen nach innen nimmt ihr Querdurchmesser beträchtlich und stetig ab, während ihr distales Ende mehr zungenförmig zugerundet erscheint. Aus den Querschnitten ergiebt sich, dass sie an den Rändern relativ dick angeschwollen, in der Mittellinie dagegen membranartig verdünnt ist. Sie ist von starker Lichtbrechung, structurlos, nur unter dem Einfluss der Conservirungsmittel in wechselnder Stärke körnig getrübt.

Die Limitans weist auf ihrer retinalen Seite eine eigenthümliche, aus Längslinien bestehende Zeichnung auf; zwischen jenen kommt noch eine aus ungleich feineren Linien gebildete Querstreifung, deren Ausprägung an verschiedenen Stellen ungleich zu sein pflegt, zur Ansicht. Die etwa an der Grenze des ersten und zweiten Achtels der Länge (vom distalen Ende an gerechnet) zu beobachtende eigenthümliche Einschnürung der Längslinien erklärt sich, wenn man den entsprechenden Verlauf der Stäbchenreihen kennt, auf den ersten Blick als abhängig von diesen letzteren. Aus den Querschnitten erkennt man, dass die Längslinien von Leisten von stärkerer und schwächerer Entwickelung herrühren, die den Stäbchenreihen in der Art entsprechen,

dass je eine Leiste vor dem Stäbchenrande sich ein wenig einsenkt. Die mit den gleichen Ziffern bezeichneten Leisten der Fig. 6 entsprechen demnach den einzelnen Stäbchenreihen der Fig. 5, 8 und 9; die am stärksten ausgebildete von ihnen (*4'+5'*) allein gehört den gleichbezeichneten Stäbchenreihen zugleich an. — Die Querstreifung rührt von den Abdrücken der Enden der Stäbchen wie der Sockel her.

Die Frage nach der Entstehung der Limitans, nach den Elementen, durch deren Thätigkeit jene gebildet wird, gehört zu den am schwierigsten zu beantwortenden bei der ganzen Untersuchung des Heteropodenauges. Ist mir auch Einiges noch nicht völlig klar geworden, so bin ich, wie ich glaube, doch in der Lage, durch eine Reihe von sicher constatirten Thatsachen Anhaltspunkte für spätere, an besser erhaltenem Material anzustellende Untersuchungen zu bieten; für's Erste mag das Folgende wenigstens ausreichen, uns ein allgemeines Bild ihrer Genese, sowie eine nicht unwillkommene Bestätigung meiner früher am Cephalopodenauge gewonnenen Befunde, neuerdings gegen dieselben erhobenen Einwendungen gegenüber, zu liefern.

Auf Querschnitten durch die Retina wie Fig. 5, 8, 9, kommen zwischen den kernführenden Abschnitten der Retinazellen eingelagerte, in geringer Entfernung von der Pigmentzone gelegene Kerne zum Vorschein (*Lim. Z.* der Figg.), die an hinreichend dünnen Schnitten als nicht zu den Retinazellen, sondern zu zwischen ihnen gelegenen selbständigen Zellen von viel geringerer Entwickelung gehörig erkannt werden. Gebildet sind diese Zellen von einer schlank spindelförmig gestalteten granulirten Plasmamasse, an der es mir nicht geglückt ist eine Membran mit Sicherheit zu erkennen. Diese Zellen nenne ich auch hier L i m i t a n s z e l l e n, weil mit der grössten Wahrscheinlichkeit in ihnen die Bildungselemente jener Membran zu suchen sind, wie das Weitere zeigen wird. — Zunächst fällt auf die Verschiedenheit in der Vertheilung dieser Zellen in den beiden Retinahälften; in der dorsalen bilden sie eine ununterbrochene Reihe von der Retinaspalte bis zum Pigmentepithel — abgesehen von zufälligen Unregelmässigkeiten —, in der ventralen dagegen löst sich die Reihe in kleine Gruppen von ganz constanter Lage auf. Sie liegen nämlich i m m e r in der Verlängerung der Stäbchen, oder genauer gesagt, des freien Randes derselben. (In Fig. 5 hat der Lithograph versehentlich die Lage der Kerne gegen die Originalzeichnung etwas verschoben, namentlich stark die zu Stäbchenreihe *3* gehörigen. Ich führe dies mir bei der Correctur leider entgangene Versehen hier an, um zu verhüten, dass man meine eigenen Zeichnungen als Zeugen gegen meine Worte aufruft.)

Diese Zellen mit der Limitans in Beziehung zu bringen, scheint auf den ersten Anblick, wegen des grossen räumlichen Abstandes beider von einander, etwas

gewagt. Kehren wir aber zur Limitans selbst zurück, so finden wir auf Querschnitten derselben zuweilen feine Fasern (*Lim. f.* der Figg.), welche, von ihrer untern Seite ausgehend, sich zwischen die Elemente der Retina einsenken, und zwar jeweils in die Zwischenräume zwischen den Stäbchen der einen und den Sockeln der nächsten Reihe. Diese Fasern in situ zu sehen, etwa wie sie in Fig. 5 angegeben sind, ist übrigens ein ganz besonderer Glücksfall; sie reissen bei ihrer grossen Zartheit durch das Schrumpfen und Biegen der Limitans augenscheinlich mit grosser Leichtigkeit an ihrer Insertionsstelle an der Membran ab, und sind dann, selbst wenn man ihre Existenz und den Ort wo sie zu suchen sind, schon kennt, kaum mehr auffindbar. Ausnahmsweise reissen sie auch mehr in der Tiefe der Retina ab, und dann können sie, wenn die Limitans sich stark nach vorn wirft, ganz oder zum grössten Theil aus ihrer früheren Umgebung hervorgezogen und dadurch sehr deutlich werden. Dies habe ich bei einer Reihe von Augen, die mit Pikrin-Schwefelsäure-Sublimatlösung behandelt waren, beobachtet, und ein Präparat deshalb in Fig. 8 abgebildet. Bei allen so behandelten Augen ohne Ausnahme waren die Sockel in der dargestellten Weise entstellt; die den Stäbchen näherliegenden Abschnitte derselben waren in ihrer Structur völlig zerstört — man halte Fig. 9 daneben! — so dass in einer körnigen Grundmasse kugelige coagulirte Tropfen eingelagert erschienen, die man, wären sie tinktionsfähig gewesen, unbedenklich für grosse Zellkerne hätte halten können. Die Limitans aber bildet ein glückliches Pendant zu der Fig. 2 meiner Arbeit über die Cephalopodenretina; die dorsale Hälfte derselben hat im Ganzen so ziemlich ihre Lage zu den Stäbchen beibehalten, die ventrale hingegen hat sich stark von ihnen abgehoben und in die Höhe gebogen. Die Limitansfasern dieser Seite folgten der Membran, und flottiren nun theilweise frei in dem künstlichen Hohlraum zwischen ihr und der Retina. Dass sie an diesem (übrigens relativ dicken) Schnitte in büschelförmiger Anordnung auftreten, erklärt sich leicht aus Folgendem. Sie stehen nämlich in ziemlich geringem Abstande auf den Leisten der Limitans, also reihenweise angeordnet, wie eine Art von Frangenbesatz derselben, wie uns auch Fig. 7 belehrt, die eine Stelle der in Fig. 6 gezeichneten Limitans bei stärkerer Vergrösserung darstellt. Die linke Leiste der Figur, von der zwei Reihen von Limitansfasern entspringen, ist die in Fig. 6 mit *4'+5'*, die rechte die daselbst mit *3'* bezeichnete, und es wurde eine Stelle gewählt, wo letztere selbst in Gestalt eines lamellösen Saumes hervortritt.

Weiter als etwa bis zu den untern Stäbchenenden diese Fasern zu verfolgen ist mir zu meinem Bedauern, ungeachtet aller aufgewandten Mühe im Interesse der

absoluten Sicherheit des Beweises nicht geglückt. Aber ich darf wohl hier auf meine frühere Mittheilung über die gleichen Elemente in der Cephalopodenretina mich berufen, die gerade darin die Ergänzung liefern, die hier nöthig ist, indem bei jenen gerade der Uebergang der Limitansfasern in die Zellen mit besonderer Sicherheit durch die Beobachtung nachgewiesen werden konnte.

Anders sieht es auf der dorsalen Hälfte der Retina aus, wo die Limitanszellen nicht so evident wie auf der ventralen in Längsreihen, welche den Faserreihen topographisch so genau entsprechen, angeordnet sind. Wie bei ihrer gleichmässigen Ausbreitung zwischen den Retinazellen hier die Verbindung zwischen ihnen und den Fasern sich macht, ist mir zur Zeit noch unbekannt geblieben. Wohl habe ich mich oft genug überzeugen können, dass auch zwischen die Stäbchenreihen *5* und *6* (Fig. 5 und 8) Fasern sich einsenken, aber auf welchem Wege sie sich mit den über eine so weite Fläche vertheilten Zellen in Verbindung setzen, ist für mich ein Räthsel geblieben.

Ich habe übrigens die Limitansfasern auch auf Flächenschnitten durch die Retina aufgesucht, um mich von ihren Beziehungen möglichst zu informiren, und es ist mir auch geglückt, sie aufzufinden. Die Figuren 14 und 15 (Taf. II) zeigen einige Stellen, wo die Fasern (*Lim. f.*) ganz deutlich zwischen den freien Rändern der Stäbchen erkannt werden können; in Fig. 15, *A*, *B* sind sie, durch Abreissen in ihrem Verlauf gelockert, als Schlingen erkennbar. Es ist übrigens mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft, sie gerade an derartigen Schnitten aufzufinden, besonders zwischen den mehr seitlichen Reihen, deren Stäbchen und Sockel mehr oder weniger schräg getroffen werden, wodurch ihre Querschnittsbilder sich mehr in einander schieben, und Objecte von solcher Winzigkeit, wie die Faserquerschnitte sind, dadurch leicht für das suchende Auge völlig verdecken.

Hinsichtlich derjenigen Limitansfasern, welche zwischen den Stäbchenreihen *4* und *5* herunterziehen, bin ich nicht sicher geworden, ob sie mit Zellen zusammenhängen, welche in der Retinaspalte sich erkennen lassen (vgl. bes. Fig. 9), oder mit solchen, welche zwischen den Retinazellen eingestreut liegen. Ich halte das erstere für wahrscheinlicher, und es mag deshalb hier der Ort sein, über die fragliche Spalte und ihre Contenta noch einige Bemerkungen anzuknüpfen.

Die Retinaspalte zeigt auf Querschnitten (Fig. 8, 9 Taf. I) einen granulirten Inhalt, in welchem Kerne von verschiedener Grösse eingestreut liegen. Diese Kerne sind von einem Zellenleib von ebenfalls wechselnder, immer aber geringer Mächtigkeit umhüllt, welcher sich meist in radial nach oben und unten auslaufende Fasern fortsetzt. Wegen ihres welligen Verlaufes lassen sich diese aber nicht weit verfolgen. Die

granulirte Ausfüllungsmasse besteht nur in der Nähe der Grenzmembran aus wirklichen Körnchen, dem hier ziemlich stark angehäuften Pigment, das sie nach der Entfärbung hinterlässt; die dahinter liegenden sind nur dem Anschein nach Körnchen, in Wahrheit aber Querschnitte sehr zarter Fasern, welche, wie Fig. 20 (Taf. II), ein Flächenschnitt in diesem Niveau, zeigt, hier die Spalte der Länge nach durchziehen und sie ausfüllen. In dieser Figur sind die kleinen zwischen den Fasern und den Kernen regellos vertheilten Punkte die Querschnitte der nach oben gegen die Grenzmembran hin strebenden Fasern, und wahrscheinlicherweise identisch mit den Limitansfasern in Fig. 14 zwischen den Reihen *4* und *5*. Was aber die horizontal durch die Retinaspalte streichenden Fibrillen der Fig. 20 anbelangt, so scheinen sie mir auch nur eine secundäre, jedenfalls nicht mit der Sinnesfunction der Retina in Zusammenhang zu bringende Rolle zu spielen. Sie scheinen mir nämlich zusammenzuhängen mit einem Fasergeflecht, welches die Retinazellen in einem mit ihrer Querkrümmung concentrischen Bogen durchzieht, und von dem bisher noch nicht die Rede war. Ich will sie Circulärfasern nennen, und habe sie in den Figuren 5, 8 und 9 unter *C. F.* angedeutet. Sie treten da als äusserst zarte, fast nur schattenhafte Züge feinster Fibrillen auf, welche etwa in der Höhe der Limitanszellen in einem dem Pigmentgürtel parallelen Bogen die kernführenden Abschnitte der Retinazellen geflechtartig durchsetzen. Auf Flächenschnitten nach Art der Fig. 11[a] (Taf. II) kann man sie bei starker Vergrösserung in ihren als Punktreihen auftretenden Querschnitten ohne besondere Schwierigkeit auffinden; in der Abbildung selbst habe ich sie des zu geringen Maassstabes wegen nicht angeben können. Ich glaube, dass dieses Circulärfasergeflecht zusammenhängt mit dem die Retinaspalte der Länge nach durchziehenden Faserzug; abgesehen von der gleichen Feinheit der Fasern an beiden Orten spricht besonders der Umstand dafür, dass ich an Präparaten wie Fig. 20 vielfach Fasern sich seitlich von der gemeinsamen Richtungsbahn loslösend beobachten kann, die dann zwischen die Retinazellen, welche die Spalte beiderseits einrahmen, sich einlenken, um dort freilich bald zu verschwinden. — Ich kann die Fasern kaum wo anders als in die Reihe der Bindesubstanzen einfügen, da sie schwerlich andere als lediglich mechanische Zwecke zu erfüllen haben dürften. —

Hensen, der Entdecker der Limitans, hat, wie schon bemerkt, eine Darstellung derselben geliefert, die meiner eigenen bis auf einige ganz untergeordnete Punkte völlig entspricht. Seine Abbildung (l. c. Taf. XXI Fig. 88 *C.*) stellt nur etwa die obere Hälfte derselben dar, verglichen mit meiner Skizze; er zeichnet auch deutlich

die Einschnürung der Leisten, von der die Rede war. Die Zeichnung der Fläche selbst, die ich auf Leisten zurückführe, deutet er auf eine concentrische Schichtung der Substanz, worin ich ihm nicht zustimmen kann; auf ihrer Fläche sonst noch beobachtete Fädchen und Figuren führt er zum Theil auf zerstörte, der Membran anhaftende Stäbchen zurück. In den Fädchen wenigstens möchte ich die Limitansfaser-Enden erkennen.

Auch die Limitanszellen sind Hensen nicht entgangen, aber die ihnen von ihm zugeschriebene Rolle ist, wie schon der für sie gewählte Name „Stäbchenzellen“ beweist, eine wesentlich andere, als diejenige, welche ich ihnen zuweise. Ihre Kernreihe ist in seiner Figur 90, welche gerade so wie meine Figg. 4, 5 und 8 orientirt ist, nämlich mit dem dorsalen Schnittrande nach rechts, correct angegeben; ja es ist darin sogar die ungleichmässige Vertheilung derselben in der dorsalen und ventralen Hälfte der Retina wenigstens angedeutet. Die Retinaspalte scheint ihm freilich entgangen zu sein. In der Fig. 91, welche, wie der Uebergang von der Retina zum Pigmentepithel der Costalregion beweist, dem dorsalen Schnittrande entspricht, sind die Beziehungen der Limitans- (seinen Stäbchen-) Zellen zu den Retinazellen nicht richtig ausgedrückt, in sofern er die Kerne der ersteren den vordern Abschnitten der letzteren eingelagert, statt zwischen ihnen vertheilt, darstellt; auch die Bemerkung des Textes, dass der Inhalt der Zellen fein längsstreifig gewesen sei, lässt auf eine ähnliche Auffassung schliessen. Ausserdem bemerkt er, dass es ihm zuweilen vorgekommen wäre, als ob diese Zellenschicht sich von der folgenden (den Cylinderzellen, d. h. unsern kernführenden Abschnitten der Retinazellen) scharf abgrenze, während in andern Fällen davon nichts zu bemerken gewesen wäre. Eine Pigmentirung der Zellen, wie Hensen sie beschreibt, namentlich um die Kerne herum habe ich nicht beobachtet. Der haarförmige Fortsatz, den er nach der Loslösung der „Stäbchen“ an ihnen sah, dürfte möglicherweise ein Stückchen Limitansfaser sein (l. c. pag. 216). Dass ich im Uebrigen seiner Meinung von der Homologie der Limitans des Heteropodenauges mit der des Cephalopodenauges völlig beistimme, ist wohl kaum hervorzuheben nothwendig.

Auch M. Schultze gedenkt, freilich nur sehr beiläufig, der Limitans; er sagt, nur (l. c. pag. 21): „Die Stäbchen sitzen in Reihen auf der homogenen Membran auf welche sie wie bei den Cephalopoden vom Glaskörper trennt, und auf welcher sich im abgelösten Zustande Spuren der Stäbchenreihen erkennen lassen“ — was er aber zeichnet, könnte man höchstens als Spuren der Limitansfasern gelten lassen; für die reihenartige Vertheilung der Stäbchen, wenigstens wie ich sie beschrieben, bietet seine Skizze keinen Anhaltspunkt.

5. Die Costalregionen.

Auch die Costalregionen des Auges, denen wir zum Schlusse noch einige Worte widmen wollen, bieten einige Eigenthümlichkeiten in ihrer Zusammensetzung, die das Gesammtbild des Heteropodenauges um einige nicht unwesentliche Züge vermehren helfen.

Die Costalregionen, in eine ventrale und dorsale zu scheiden, reichen (vgl. Fig. 4 Taf. I) von der Retina an nach vorn bis zu den mit den Buchstaben *c* und *c'* bezeichneten Punkten. Nur bis dahin können wir auch die hier zu beschreibenden Eigenthümlichkeiten verfolgen; noch weiter nach vorn nimmt die Augenwandung einen einfach epithelialen Charakter an, dem wir kein besonderes Interesse mehr abgewinnen können.

Der Uebergang von der Retina nach den beiderseitigen Costalregionen ist ein merklich verschiedener, wie Fig. 4 und 5, sowie die Abbildung bei Hensen (l. c. Taf. XXI Fig. 90) zeigt; während nämlich auf der ventralen Seite die Pigmentzone der Retina ohne besondere Krümmung in die der Costa übergeht, beschreibt sie auf der dorsalen einen ziemlich tief einspringenden Bogen, der zur Orientirung über die Lage eines Schnittes ebensowohl benutzt werden kann, wie z. B. die Retinaspalte.

Die Costalregionen setzen sich, abgesehen von der cuticularen Hüllhaut, zusammen aus dem Pigmentepithel, dann aus Nervenfasern, welche aus der Nervenfaserhülle um die Retina hervorgehen, und endlich aus eigenthümlichen grösseren und kleineren Zellen, die zwischen dem Pigmentepithel eingestreut sind, und mit den Nervenfasern wenigstens zum Theil in directem Zusammenhang stehen.

a) Das Pigmentepithel (*Pig. Ep.*, *Pig. Ep.'* Fig. 5, 8, 19) besteht aus langgezogenen Zellen, deren Inhalt im oberen, gegen den Glaskörper gerichteten Drittel etwa reichlich körniges, tief schwarzbraunes Pigment enthält. In nächster Nachbarschaft von der Retina sind sie in beiden Costalregionen stark in die Länge gezogen, so dass die untern zwei Drittel des Zellenkörpers sich fadenartig verdünnen. In der ventralen Costa behalten sie, wenn auch unter allmähliger Reduction ihrer Gesammtlänge, diese Schlankheit, soweit die Costalregion überhaupt reicht; die der dorsalen hingegen finden bald den Uebergang zur gewöhnlichen Prismenform des benachbarten Epithels (Fig. 5). Für dieses Pigmentepithel besonders charakteristisch ist aber die Configuration ihrer basalen Anheftungsstelle an die Cuticula. Ihre Basis zerfällt nämlich, ganz wie die der Retinazellen, in eine grössere Anzahl von fadenförmigen Ausläufern, Radiculae, die sich divergirend wie Wurzeln der Cuticula in-

seriren (*Rad.'* Fig. 19); freilich haben sie nicht erst ein Reticulum zu durchsetzen. Dies gilt besonders von der ventralen Costa, in der dorsalen scheinen die Verhältnisse ähnlich zu liegen, doch sind sie da weit weniger entwickelt. Dies Verhalten scheint mir von besonderer Bedeutung zu sein, denn es thut dar, dass nicht jede Zelle, selbst wenn sie eine Retinazelle ist, nothwendig mit vielen Nervenfasern in Verbindung gedacht werden muss, wenn ihr Basaltheil in viele Ausläufer sich theilt. — Die Rolle des Pigmentepithels beruht natürlich mit in erster Linie auf seinem Pigmentgehalt, daneben aber auch auf einer Betheiligung an der Ausscheidung des Glaskörpers, der genau soweit nach unten reicht wie es selbst, und noch nach der Gerinnung durch Reagentien in charakteristischer Weise, die eine andere Deutung fast unmöglich macht, mit demselben in Zusammenhang bleibt (vgl. Fig. 5, 8, bei *Pig. Ep.'*).

b) Die Nervenfasern (*N. f.''* Fig. 5, 19) liegen in Bündeln beisammen, die sich mit Leichtigkeit bei ihrem Austritt aus der Nervenhülle der Retina verfolgen lassen. Sie sind nur schon beträchtlich dünner geworden, als namentlich im tiefern Theile der Retina, lassen aber sonst (optisch) keinen Unterschied gegenüber jenen erkennen. Zwischen den einzelnen Faserbündeln treten, gruppenweise vereinigt, die basalen Enden der Pigmentepithelzellen hindurch gegen die Cuticula.

c) Die oben erwähnten eigenthümlichen Zellen verdienen eigentlich einen besondern Namen, ich habe aber wegen Mangels an Anhaltspunkten dafür diese Taufe unterlassen. In beiden Costalregionen unterscheiden sie sich sehr wesentlich von einander; die der ventralen (Fig. 5, 19, *Z.*) sind viel grösser als die in der dorsalen (Fig. 5, *Z.'*), auch gestreckt kolbenförmig (viele erinnern hinsichtlich ihrer Form an *Epistylis*-Arten), während die der dorsalen eine mehr rundliche Gestalt besitzen. Ich habe nur die ventralen näher untersucht, von den dorsalen ein befriedigendes Bild zu erhalten ist mir leider trotz aller Sorgfalt nicht gelungen.

Jene ersteren bestehen aus einem granulirten, pigmentfreien Protoplasma mit grossem Kern; regelmässig ist darin, und zwar am freien Ende, eine grössere, (selten mehrere kleinere) rundliche, tropfenartige, homogene Sekretmasse von leicht gelblicher Farbe (an conservirtem Material) eingeschlossen. Die Zellen selbst erreichen mit ihren freien Enden das Niveau des Pigmentepithels nicht völlig, letzteres schlägt sozusagen über ihnen zusammen. Das Seltsame an ihnen ist aber ihre von mir in ganz unzweifelhafter Weise constatirte Verbindung mit Nervenfasern (Fig. 19), welche anzuerkennen ich mich so lange sträubte, bis schliesslich keine Wahl blieb, als das Paradoxe als solches hinzunehmen. Mehr als die Abbildung bietet, kann ich mit Worten auch nicht sagen: man sieht eben von den costalen Nervenstämmen bald da

bald dort eine Faser abbiegen, und sich ohne Grenze mit dem verjüngten Ende einer solchen kolbenförmigen Zelle vereinigen.

Wenn irgend eine von den in dieser Abhandlung mitgetheilten Angaben, so wird gerade diese sich darauf gefasst machen müssen, mit skeptischem Auge angesehen zu werden. Ich kann aber mit Dutzenden von Stellen in meinen Präparaten als Belegen für meine Behauptung dienen; ich möchte aber doch noch auf einen speciellen Punkt hinweisen. Nichts ist leichter zu constatiren, als der Uebergang von Nerven aus der retinalen Faserlage in die Costalregionen; ebenso, dass diese Nerven sich nicht weiter erstrecken, als diese Regionen selbst; drittens endlich, dass nur soweit die Nerven reichen, diese Zellen sich finden; und zuletzt noch, dass für eine Verbindung der Nerven mit andern Elementen nirgends die leiseste Andeutung sich fand, dagegen eben für diese Verbindung um so zahlreichere. Das dürfte von meiner Seite wohl genügen.

Für die dorsalen Zellen kann ich nicht gleich bestimmtes mittheilen. Es trifft nur auch für sie das Nebeneinandervorkommen der Zellen und Nerven, die Beschränkung beider auf den gleichen Bezirk zu; also gelten dort wahrscheinlich auch ähnliche Beziehungen zwischen ihnen wie hier. Gegenüber der starken Entwickelung der ventralen Zellen machen die dorsalen fast den Eindruck der Rückbildung, doch ist es natürlich schwer, eine solche Ansicht begründen zu wollen.

Die nächste Frage ist selbstverständlich die nach der Rolle, welche diese Zellen im Auge zu spielen haben; sie aber zu beantworten bin ich ausser Stande. Betrachten wir die Zellen für sich, ohne Rücksicht auf ihre Verbindung mit Nerven, so liegt keine Deutung näher, als die, sie für Drüsenzellen zu erklären, und ihr constanter Inhalt, der Sekrettropfen, scheint ein schwerwiegendes Argument für diese Auffassung zu sein. Frägt man aber, wozu ihre Sekretion bestimmt sein möge, so liegt es nahe, sowohl an den Glaskörper wie an die Linse zu denken. Von der Linse liegen indessen diese Zellen räumlich so weit entfernt, dass ich diese Auffassung aus diesem Grunde schon für eine wenig wahrscheinliche halten kann; dies würde aber nicht gegen ihre Betheiligung an der Abscheidung des Glaskörpers sprechen. Nun weisen aber alle Umstände darauf hin, dass diese Aufgabe auch zu denen des Pigmentepithels gehört; sollte etwa der Glaskörper aus zweierlei Substanzen verschiedener Herkunft gemischt sein? Alle diese Annahmen hätten eine grössere Wahrscheinlichkeit für sich, wenn nur die Nervenfasern nicht wären. Diese stammen augenscheinlich aus dem Opticus, was freilich noch nicht beweist, dass sie deshalb auch nothwendig Sinnesnerven sein müssten; es könnten ja dem Opticus selbst noch

immer trophische oder sonstige Nervenfasern beigemischt sein, die sich erst jenseits der Retina ungemengt fortsetzten. Den Fasern selbst aber eine sensorielle Bedeutung unterzulegen, würde immer schwierig zu rechtfertigen sein; mit der Lichtperception würde man wohl nicht weit kommen, da ja die Zellen selbst vom Pigmentepithel so gut wie völlig verdeckt sind; auch eine etwa supponirte Lichtentwickelung würde, beiläufig bemerkt, gegenüber diesem Umstande einen schweren Stand haben.

Betrachtet man bei obwaltender Sachlage, bei der Unwahrscheinlichkeit einer sensoriellen, bei der durch den Augenschein zwar nahegelegten, aber doch nur bedingten Wahrscheinlichkeit einer sekretorischen Function der fraglichen Zellen, die in sie eintretenden Nervenfasern als solche, welche die Sekretion anzuregen oder zu reguliren hätten, so haben wir unstreitig unser Vorstellungsvermögen unter den Zwang einer thatsächlichen Beobachtung gestellt, ohne als Aequivalent für diese Art von Sacrificium intellectus eine Erklärung gewonnen zu haben, die uns zu befriedigen geeignet ist. In der Mehrzahl der Fälle, wo wir die Sekretionen sei es unter dem erregenden, sei es unter dem regulirenden Einfluss der Nerven stehen sehen, können wir uns ein, wenn auch oft nur rohes Bild machen von den Zwecken, welche durch diesen auf dem Wege des Reflexes agirenden Zusammenhang erreicht werden sollen, und fühlen damit unser Causalitätsbedürfniss wenigstens für's Erste befriedigt. Hier aber weiss wenigstens ich keinen Ausweg, einen solchen zu suchen mag deshalb Andern überlassen werden.

Diese Zellen selbst scheinen bisher noch von Niemanden wahrgenommen worden zu sein. Hensen beschreibt die Costae ziemlich genau, ohne sie zu erwähnen; dagegen aber macht er die Bemerkung (l. c. pag. 216), dass die Nerven selbst sich noch über die Retina hinaus und unter die Costae zu erstrecken schienen, eine Beobachtung, die in Vorstehendem ihre Bestätigung und Ergänzung gefunden hat. —

Glaskörper und Linse liegen zwar nicht innerhalb des Eingangs entworfenen Programms meiner Arbeit; einige nachträgliche Bemerkungen zu demselben mögen aber hier noch ein Plätzchen finden. Beide sind auch hier im morphologischen Sinne völlig structurlos, denn die bei ersterem mehr oder weniger deutlich concentrische und etwa der Limitans parallele Schichtung wird man nicht als Structur in diesem Sinne deuten wollen. An der Linse sah ich davon nichts. — Während die Genese des Glaskörpers keinem Zweifel unterliegen kann, bleibt die der in allen Haupteigenschaften ihrer Substanz so nahe damit verwandten Linse noch immer ein der Lösung bedürftiges Räthsel: wir wissen noch nicht anzugeben, wie ein durch seine geome-

metrische Form, sowie durch seinen höheren Brechungsindex so präcis von ihm unterschiedenes, ziemlich vollständig von ihm umschlossenes Gebilde, das nur in einer relativ schmalen aequatorialen Zone der zelligen Augenwand genähert ist, in eben diesen charakteristischen Eigenschaften sich ausbilden kann.

Damit wäre ich mit meiner Schilderung des *Pterotrachea*-Auges zu Ende gekommen. Ich möchte nur noch, wie in der ersten dieser Abhandlungen, in kurzer Weise recapitulirend das Wichtigste meiner Resultate übersichtlich zusammenfassen, um eine Verwerthung derselben zur Vergleichung mit andern Augenformen zu erleichtern.

1. Bei den Heteropoden ist die Retina i. e. S. ebensowenig wie bei den Cephalopoden als eine aus histologisch differenten Schichten gebildete aufzufassen; sie besteht auch hier nur aus einer einzigen Zellenlage, deren einzelne Elemente aber in kernführende Abschnitte, in Stäbchensockel und in Stäbchen gegliedert sind. Die erstgenannten liegen ausserhalb, die beiden anderen innerhalb einer dünnen Grenzmembran.
2. Den gestreiften oder auch fibrillär zerklüfteten Inhalt des kernführenden Abschnittes der Retinazelle auf ein Zerfallen desselben in Nervenfasern zurückzuführen, liegt kein zureichender Grund vor; eher lässt sich die Streifung in Zusammenhang bringen mit der Bildung der sog. Radiculae, welche als wurzelartige Ausläufer die Retinazelle an der Cuticula zu fixiren bestimmt scheinen.
3. Die ebenfalls feinstreifigen Stäbchensockel sind Abschnitte von wechselnder Länge; diese Länge wird bestimmt durch die Höhe der Insertionsstelle derselben an den Stäbchen über der Grenzmembran.
4. Die Stäbchen sind, weil je eine Anzahl von Sockeln sich mit einem derselben in Verbindung setzen, wie die Rhabdome der Arthropoden und der Cephalopoden als zusammengesetzte Bildungen aufzufassen, und zwar in dem Sinne, dass jedes Einzelstäbchen seine Entstehung einer Anzahl von Retinazellen verdankt. Während aber die Componenten eines Rhabdoms neben einander gelagert sind, sind sie hier übereinander gereiht, und mit einem Längsrande frei, mit dem andern mit den zugehörigen Sockelenden verwachsen. Ihre Querstreifung lässt sich, im Gegensatz zu M. Schultze's Darstellung, auf eine relativ einfache blättrige Textur zurückführen.
5. Die Stäbchen sind in Längsreihen angeordnet (deren es bei *Pterotrachea* sechs sind), welche über die ganze Retina sich in annähernd parallelem Verlaufe erstrecken.

6. Die Retina ist ihrer ganzen Tiefe nach von einer Spalte durchsetzt, welche sie der Länge nach und den Stäbchenreihen parallel durchzieht, und sie in eine dorsale und ventrale Hälfte theilt. Auf die dorsale Hälfte kommen zwei, auf die ventrale vier Stäbchenreihen, von denen die ersteren den freien Rand ventralwärts, die letzteren dorsalwärts gerichtet haben.
7. Die Innervation der Retina erfolgt von einer Lage von Nervenfasern, welche zwischen, resp. unter den basalen Enden der Retinazellen verlaufen, und von denen je eine zu einer solchen Zelle, und zwar gerade an der Stelle, wo sie sich in die Radiculae zu spalten beginnt, tritt, um sich mit ihr zu vereinigen. Für eine mögliche Fortsetzung der Nervenfaser durch das Innere der Retinazelle nach Analogie des Verhaltens bei den Cephalopoden konnten vorläufig noch keine Anhaltspunkte gewonnen werden. — Ausser den Nervenfasern wurden noch in der dorsalen Retinahälfte gelegene kleine Ganglienzellen nachgewiesen.
8. Die structurlose, langgestreckte Membrana limitans, welche sich zwischen die vordern freien Stäbchenenden und den Glaskörper einschiebt, läuft an ihrer Stäbchenseite in Reihen feiner Fasern aus, welche sich zwischen den Stäbchenreihen in die Retina einsenken. Sie stehen mit höchster Wahrscheinlichkeit im Connex mit zelligen Elementen, die zwischen den kernführenden Abschnitten der Retinazellen eingelagert sind, und deren Vertheilung wenigstens in der ventralen Hälfte der Retina genau derjenigen der Fasern entspricht. Jene Zellen wären demnach wie bei den Cephalopoden als Bildungsherde für jene Fasern und damit auch für die Limitans selbst zu betrachten. — Ein weiteres die Retinazellen der Quere nach durchflechtendes Netz der Circulärfasern verdankt seinen Ursprung wahrscheinlich zelligen Elementen, welche in die Retinaspalte eingelagert sind.
9. Die Nervenlage der Retina zieht noch über diese hinaus in das Pigmentepithel der sog. Costalregionen, wo sie bis zu bestimmten, durch Epithelvorsprünge charakterisirten Grenzen unter stetiger Abnahme verfolgt werden können. Auf der ventralen Seite des Auges wenigstens wurde ein Uebergang ihrer Fasern in grosse vom Pigmentepithel umschlossene Zellen nachgewiesen, was für ein analoges Verhalten auf der dorsalen Seite, wo jene Zellen nur viel kleiner vorkommen, spricht, wo aber der Nachweis nicht geführt werden konnte. Ob jenen Zellen die mögliche secretorische Bedeutung zugesprochen werden kann, ist vorläufig noch als undiscutirbar zu betrachten.

Es mag nun noch der Versuch gestattet sein, aus der beschriebenen Anordnung der percipirenden Elemente einen Rückschluss auf die Art und Weise der Wahrnehmung der Objecte zu machen, soweit eben lediglich anatomische Befunde zu solchen Schlüssen Berechtigung verleihen können. Dabei haben wir mit zweierlei Factoren zu rechnen: in erster Linie mit der Vertheilung der Perceptionselemente auf der Retina, und dann mit den Beziehungen der Stäbchen zu ihren Bildungszellen, mit denen sich die leitenden Nervenfasern in Verbindung setzen.

Während auf einer Netzhaut mit gleichmässig vertheilten, also auch in gleichen Abständen von einander sich haltenden Perceptionselementen es gleichgültig ist, in welcher Lage das Bild eines ausserhalb des Auges befindlichen ruhenden Objectes sich darauf projicirt, oder in welcher Richtung das Bild eines sich bewegenden Objectes über sie hingleitet, ergiebt ein Blick auf die Heteropodenretina, dass sowohl ihre Form wie die Vertheilung ihrer Stäbchen eine solche einfache Annahme nicht zulässig erscheinen lassen. Das unverhältnissmässige Uebergewicht ihrer Länge gegenüber der Breite, an sich, d. h. bei gleichmässiger Vertheilung auf die Gesammtfläche, weniger von Bedeutung, erhält eine recht grosse durch den Umstand, dass der Länge nach Hunderte von Stäbchen dicht nebeneinander gereiht stehen, der Quere nach aber nur sechs, und noch in relativ ansehnlichen Abständen von einander, sich finden. Ein linear geformtes Objekt, dessen Bild auf eine der Längsreihen projicirt wird, wird deshalb, wegen der fast continuirlichen Reihe Empfindung vermittelnder Einheiten, in seiner Totalität zur Wahrnehmung gelangen können; ein sich bewegender Körper, dessen Bahn auf einer solche Reihe der Länge nach zur Projection kommt, wird ebenfalls eine deutliche Spur derselben hinterlassen. Ganz anders bei einer Projection, resp. Bewegung senkrecht darauf, also der Breite der Retina nach. Hier wird der ruhende wie der bewegte Körper ungleich weniger empfindende Einheiten zu erregen vermögen, also wird auch eine ganz unverhältnissmässig geringere Bestimmtheit der Wahrnehmung die Folge davon sein.

Man wird unwillkürlich versucht, nach einem Zusammenhang dieser Anordnung der Perceptionselemente mit den Verhältnissen, unter denen unsere Thiere leben, sich umzusehen. Bekanntlich schwimmen die Heteropoden mit der Bauchseite nach oben in der Nähe des Meeresspiegels, an welchem sich in ruhigen Zeiten der „Auftrieb", von dem sie leben, anzuhäufen pflegt. Bei der annähernden Parallelstellung ihres Augenhintergrundes mit der Niveaulinie der Meeresoberfläche liesse sich nun ohne besonderen Zwang annehmen, dass an der Oberfläche der See sich hin- und herbewegende Objecte sich gerade in der Richtung der Stäbchenreihen auf die Retina

projiciren, also in der günstigsten Richtung für die Pterotracheen, die ihre Beute erspähen. Thiere hingegen, die von unten nach oben zum Meeresspiegel aufsteigen, oder von demselben zur Tiefe zurückkehren, werden auf ihrer Bahn, wenn diese innerhalb des Sehfeldes eines Heteropoden fällt, weit weniger bestimmt wahrgenommen werden als jene, sind also auch weniger gefährdet. Ob die hier geäusserte Vermuthung, welche einen Zusammenhang zwischen dem Bau der Sehorgane und der Lebensweise der Thiere durch Anpassung der ersteren an die letztere aufzustellen sucht, sich als haltbar erweist, mag die Zukunft lehren; wer Gelegenheit hat, diese Thiere im Leben näher zu beobachten, wird vielleicht im Stande sein, darüber entscheidendes Material zu sammeln.

Als zweites der Erörterung bedürftiges Moment ist noch der Einfluss zu besprechen, welchen der Zusammenhang eines einzelnen Stäbchens mit einer Mehrzahl von Retinazellen und dadurch mit einer Mehrzahl von Nervenfasern auf den Vorgang der Perception auszuüben im Stande ist. Dass ein Heteropodenstäbchen trotz seiner Zusammensetzung doch in functioneller Hinsicht nur als eine Einheit aufzufassen ist, bedarf hier noch weniger eines Beweises, als es dessen für die Rhabdome bedurfte; hier ist es unter den gegenwärtig herrschenden Annahmen geradezu selbstverständlich, dass ein Lichtstrahl von qualitatv wie quantitativ bestimmtem Charakter, welcher ein solches Stäbchen seiner Länge nach durchsetzt, in jedem seiner Componenten die gleichen moleculären Veränderungen auslösen muss. Diese Veränderungen aber werden die zu jedem Abschnitte des Stäbchens gehörigen Retinazellen, und damit auch die in letzteren endigenden Nervenfasern wieder in gleicher Weise erregen, so dass also ein einziges Stäbchen in einer grössern Anzahl von Nervenfasern gleichartige Reize auslöst. Ob diese Reize für sich zu den centralen Nervencentren geleitet werden, oder vorher erst in eine gemeinsame Bahn zusammenströmen, ist für uns ein verschlossenes Gebiet, das ich gar nicht zu betreten wagte, wenn es mir nicht schiene, als ob eine Deutung der Ganglienzellen hinter der Retina vielleicht in diesem Sinne, sozusagen als Sammelstellen für centralwärts zu leitende gleichartige Reize, ein gewisses Recht auf eine Prüfung beanspruchen dürfte.

Zur Morphologie des Cephalophorenauges.

Versuchen wir nun, nachdem wir in Vorstehendem den Bau des Heteropodenauges kennen gelernt haben, die Beziehungen desselben zu den Sehorganen der übrigen Cephalophoren näher zu präcisiren, so ergeben sich trotz seiner Eigenthümlichkeiten eine Reihe von Anknüpfungspunkten nach zwei Richtungen hin. In erster Linie fällt seine Uebereinstimmung in seiner Gesammtarchitectur mit dem Gasteropodenauge in's Gewicht, und diese ist vor Allem bedingt durch die relative Einfacheit der Structur der lichtbrechenden Medien, namentlich der Linse. In der That ist der Bulbus eines Heteropoden, trotz seiner sowohl absoluten wie relativen Ueberlegenheit der Masse nach über das Schneckenauge, als Ganzes mit Leichtigkeit auf das letztere zurückzuführen, worüber wohl schwerlich eine Verschiedenheit der Ansichten existiren dürfte. — Betonen wir aber den Bau der Augenblase und ihrer Contenta im Einzelnen, so verschieben sich die Anknüpfungspunkte merklich nach einer andern Richtung hin; wir finden eine Reihe von Uebereinstimmungen, vor Allem in der Structur der Retina und ihrer Annexe, mit dem Auge der Cephalopoden, und so bietet uns das Heteropodenauge eine Art von Mittelform zwischen diesen beiden so weit von einander abliegenden, hinsichtlich der absoluten Höhe der Ausbildung so fast ganz und gar nicht vergleichbaren Formen des Sehorgans, was gewiss unser Interesse daran nicht verringern dürfte. Sagen wir demnach, dass das Heteropodenauge, ganz allgemein gesprochen, betrachtet werden kann als ein Schneckenauge, das hinsichtlich seiner Perceptionsfläche (der Retina) und deren Umgebung sozusagen bei den Cephalopoden eine Anleihe gemacht habe, so wird unsere nächste Aufgabe sein müssen, durch den Hinweis auf das beiden Gemeinsame unsere Aussage auch näher zu begründen.

An das Auge der Cephalopoden erinnert vor Allem das Vorkommen einer Membrana limitans, die als Decke über die Retina diese vom Glaskörper abtrennt. Aber nicht nur das Vorhandensein dieser Limitans ist zu betonen, sondern auch ihre Genese; wie bei den Cephalopoden verdankt sie ihren Ursprung besonderen, zwischen die Retinazellen vertheilten Zellen, welche, ebenfalls wie bei den Cephalopoden, ihren Leib in feine Fasern verlängern, oder, wenn man lieber will, feine Fasern ausscheiden, aus deren Zusammenfliessen eben jene Limitans hervorgeht.

Zweitens findet sich auch bei den Heteropoden eine Grenzmembran, welche, wie bei den Cephalopoden, die kernführende Region der Retinazellen scharf abtrennt von dem Theil, welcher den Stäbchen unmittelbar den Ursprung giebt. Grenz-

membran und Limitanszellen verhalten sich aber bei den beiden hier verglichenen Augenformen in sofern umgekehrt zu einander, als die letzteren bei den Cephalopoden auf der Stäbchenseite der Grenzmembran, bei den Heteropoden dagegen auf der Seite der kernführenden Abschnitte der Retinazellen gelegen sind.

Endlich wird gerade auch der Gliederung der Retinazellen in Zellkörper, Sockel und Stäbchen, trotz einer Reihe von Verschiedenheiten gegenüber den gleichnamigen Theilen der Cephalopoden-Retina, als einem Momente der Uebereinstimmung eine hervorragende Bedeutung zugeschrieben werden müssen.

Ich habe bei dieser Parallelisirung die Retina der Cephalopoden so aufgefasst, wie ich sie in der ersten dieser Abhandlungen dargestellt habe. Nun sind aber seit der Herausgabe derselben einige Arbeiten erschienen, die sich auf den gleichen Gegenstand beziehen, direct oder indirect Ansichten vertreten, die ich nicht theilen, und über die mich auszusprechen ich hier nicht umgehen kann.

Zunächst habe ich es hier mit Bütschli*) zu thun, der eine nur kurze Nachschrift einer Arbeit eines seiner Schüler (Hilger), welcher das Gasteropodenauge sehr eingehend studirt hat, folgen liess, in der auch meine Auffassung der Cephalopodenretina, z. Th. wenigstens, zur Sprache kömmt. Bütschli geht, und mit vollem Recht, von der Ansicht aus, dass die Retinae der Cephalopoden und Gasteropoden unter sich vergleichbar wären, und das Punctum saliens sieht er gleichfalls sehr richtig in der Zusammensetzung beider aus zweierlei Zellenformen. Freilich deuten wir diese Zellenformen sehr verschieden: während ich nur der einen sensorische Function, der andern aber die Aufgabe der Limitansbildung zuweise, glaubt Bütschli durch Hilger's Untersuchungen den Nachweis von der Natur als Sinnesepithel für beide Zellenformen der Schneckenretina geführt.

Prüfen wir diese Beweisführung aber etwas näher, so werden uns ihre Mängel nicht lange verborgen bleiben. Das Wichtigste daraus führt Bütschli in prägnanter Weise (l. c. pag. 373) vor; es gipfelt darin, „dass beide Zellsorten mit den Opticusfasern in Verbindung treten und dies sowohl wie der hervorgehobene Mangel einer Limitans nöthigt uns, die beiden Zellsorten hier für lichtempfindlich zu halten, oder doch wenigstens den pigmentfreien Stäbchenzellen die Lichtempfindlichkeit nicht abzusprechen“ etc. Aus diesen und einigen mehr untergeordneten Gründen (worunter die Ansicht, dass die lichtempfindlichen Zellen, so weit unsere Erfahrungen reichen, doch gewöhnlich kein intensiv gefärbtes dunkles Pigment führen sollen, sicher recht

*) Morphologisches Jahrbuch. X 1885. pag. 372—375.

unglücklich und nur auf einen lapsus memoriae zurückzuführen ist) erscheint ihm meine Deutung der Limitanszellen als „noch ein wenig unsicher“ und er glaubt, „dass die Vergleichbarkeit der Retinabildung der beiden Abtheilungen eine viel innigere würde, wenn weitere Untersuchungen ergäben, dass die sog. Limitanszellen in die Categorie der Sinneszellen gehörten“.

Das ist gewiss richtig, aber erst muss eben dieser Nachweis geführt sein, und den Versuch darf ich wohl in Ruhe abwarten. Sollte es aber nicht möglich sein, die morphologische Uebereinstimmung auch noch auf einem andern Wege herzustellen, nämlich durch den Nachweis, dass auch in der Retina der Gasteropoden nur eine Form von Sinneszellen vorkommt, die andere Form aber in die Categorie der Limitanszellen sich einreihen lässt? An diese Möglichkeit, die ja auch ein befriedigendes Resultat in Aussicht stellt, scheint Bütschli gar nicht gedacht zu haben: liegt sie denn so weit ab? Woher stammt denn im Gasteropodenauge der sog. Glaskörper, die Linse, deren Genese weder Hilger noch Bütschli mit einem Worte gedenken? Offenbar hat die (von mir nicht im geringsten beanstandete) Beobachtung der Auflösung der Basen in eine Anzahl feiner Fasern in beiden Zellformen, die ohne weitere Prüfung als ein genügender Beweis für den Zusammenhang derselben mit den Opticusfasern angesehen wurde, so sehr den Ausschlag gegeben, dass eine andere Möglichkeit gar nicht in's Auge gefasst wurde. Wie ich diese Interpretation betrachten muss, ergiebt sich aus den in der vorliegenden Arbeit gegebenen Mittheilungen fast von selber: ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass jene zahlreichen Zellenausläufer eben auch nur Radiculae sind, wie im Heteropodenauge, und dass der wahre Zusammenhang zwischen Opticusfaser und der einen der beiden Zellenformen als ausschliesslicher Sinneszelle erst noch gefunden werden soll.

Legt man diesem Einwande vielleicht der noch ausstehenden vollen Begründung wegen auch weniger Gewicht bei, so kommt uns aber noch ein sehr positives Argument zu Hülfe, das die zweite der fraglichen Zellenformen ihres Charakters als Sinneszellen zu entkleiden und sie den Limitanszellen anzunähern im Stande ist. Dieses Argument entnehme ich der Untersuchungsreihe eines unparteiischen Dritten, der nicht pro domo zu reden in den Verdacht kommen kann, nämlich der Arbeit von J. Carrière über die Sehorgane der Thiere, der wir Eingangs schon gedacht haben. Seine Darstellung des Gasteropodenauges, mit der er das Buch eröffnet, geht zwar nicht so tief wie die von Hilger in die Verhältnisse des äussern Endes der Retinazellen, resp. die Innervation derselben, ein, scheint mir aber nach meinen eigenen Erfahrungen sonst in allen wesentlichen Punkten das Richtige getroffen zu haben.

Namentlich hat er die Verschiedenheit der beiderlei Zellformen richtig erkannt, und führt sie auf ihren letzten Ursprung, auf das Körperepithel, zurück, wo sie schon ausgeprägt ist. Seine Stäbchenzellen sind mit Hilger's Pigmentzellen identisch, und sie spricht er mit Recht als alleinige Träger der Sinnesfunction an, während er die Sekretzellen (Hilger's Stäbchenzellen) mit der Ausscheidung des Augeninhaltes, sei dieser nun Glaskörper mit oder ohne Linse (Carrière fasst beide unter der Bezeichnung „Gallertkörper" zusammen) betraut. Durch den Nachweis der Uebereinstimmung in der Anordnung pigmentirter um unpigmentirte Zellen im Integument, von denen die letzteren Drüsenzellen sind, und ebenso im Innern des Auges, wo die Sinneszellen kranzförmig die Sekretzellen umgeben, gewinnen wir hier ein so einfaches, übersichtliches und nach allen Richtungen hin befriedigendes Bild von dem Werden eines Sinnesorganes aus seinem Mutterboden, von dem es nur eine zu specieller Leistung bestimmte, bald blos grubig eingestülpte, bald blasenartig abgeschnürte Parcelle ist, wie wir es sonst in der Thierreihe so bald nicht wiederfinden dürften. Dass ich einer solchen Darstellung weitaus den Vorzug geben muss vor der Hilger-Bütschli'schen, die ich durch jene als widerlegt betrachte, liegt auf der Hand; sie vermittelt uns in völlig ungezwungener Weise den innigen Anschluss der Retinae der Cephalopoden und Gasteropoden aneinander, den Bütschli auf dem falschen Wege suchte. Doch sind zu dieser Vermittelung noch einige allgemeinere Betrachtungen nöthig, zu denen ich gleich gelangen werde.

Zunächst habe ich noch der Darstellung, welche J. Carrière in seinem Buche nach eigenen Untersuchungen von der Retina der Cephalopoden entwirft (l. c. pag. 36 u. f.), mit einigen Worten zu gedenken. Mit dieser ist er entschieden nicht so glücklich gewesen, wie mit derjenigen der Gasteropoden. Erst nach Abschluss der seinigen sind ihm meine Untersuchungen darüber bekannt geworden, und er hat, wie er sagt, die letzteren nur deshalb nicht einfach an die Stelle der seinigen gesetzt, weil sie sich in einem Punkte nicht mit den Anschauungen deckten, zu welchen er durch die Untersuchung der von mir nicht berücksichtigten Genera *Loligo* und *Sepiola* gelangt war. Ich selbst finde freilich in fast allen Punkten, nicht nur in einem, unversöhnliche Dissonanzen zwischen seinen und meinen Ansichten; ich kann sie aber nicht allein auf den Umstand zurückführen, dass er und ich verschiedene Genera studirt haben. Mir sind jene Bilder wie sie Carrière auf pag. 38 giebt, sehr wohl bekannt; ich weiss aber auch, dass sie lediglich an schlecht conservirtem Materiale zu erhalten sind, und das war ja auch der Hauptgrund, warum meine eigenen Untersuchungen sich auf so wenige Formen beschränken mussten, wo mir das Material wirklich Aus-

sicht auf Erfolg versprach. Jedenfalls wird mir Carrière zugestehen müssen, wenn er meine Resultate einer unbefangenen Prüfung unterwirft, dass sie sich weit besser mit seinen an den Gasteropoden gewonnenen Ansichten in Einklang bringen lassen, als es ihm bei seiner Auffassung der Cephalopodenretina gelingen dürfte; namentlich wenn man die Limitanszellen nur als etwas modificirte „Sekretzellen" betrachtet.

Die hiermit abgeschlossene Digression führt uns trotz ihres theilweise persönlichen Inhalts schon merklich in den Gedankengang ein, den der nachfolgende Versuch einer morphologischen Verknüpfung der verschiedenen Augenformen der cephalophoren Weichthiere ausführen soll. Auf den ersten Anblick scheint ein solcher Versuch wenig Aussichten zu bieten: von einer einfachen grubenförmigen, mit Pigment versehenen Einziehung der Oberhaut, wie sie z. B. eine *Patella* als Auge zeigt, bis zu dem mit dem Wirbelthierauge an Complication rivalisirenden Sehorgan eines dibranchiaten Cephalopoden ist anscheinend ein unermesslicher Sprung. Aber die Entwickelungsgeschichte und eine richtige Interpretation der anatomischen Thatsachen überbrücken die Kluft dennoch. Einzelne Lücken in der ersteren, wie sie z. Z. noch für das Heteropodenauge existiren, dürfen uns deshalb nicht von dem Versuche zurückschrecken; wir kennen nunmehr seinen Bau wenigstens leidlich genug, um ihm keinen Weg für seine Genese zutrauen zu müssen, der in irgend einer nennenswerthen Weise abseits führte von dem, welchen wir für unsern Zweck reichlich genügend für die nächsten Verwandten, die Gasteropoden und Cephalopoden, vorliegen sehen. Diese Entwickelungsvorgänge, die von der einfachen Einstülpung ausgehende, und nach complicirten Vorgängen mit dem Cephalopodenauge endigende Reihe unter sich vergleichbarer Processe darf ich wohl auch bei dem mit dem Gegenstande nicht ganz speciell Vertrauten als bekannt voraussetzen; sie demonstriren zur Evidenz die Identität der Grundlage, die typische Uebereinstimmung des Cephalophorenauges. Wer sich davon überzeugen will, wie weit diese geht, werfe nur einen Blick auf ein normal entwickeltes Schneckenauge und auf ein eben geschlossenes, mit der ersten Anlage der Linse (die zum innern Segment der fertigen Linse wird) ausgerüstetes Auge eines dibranchiaten Cephalopodenembryo.

Aber neben dieser Uebereinstimmung in den grossen Grundzügen der Organisation laufen eine Anzahl von Differenzen im Einzelnen her, die jene wieder aufzuheben scheinen. Ich möchte in der That den bisherigen, gewiss unbefriedigenden Zustand der morphologischen Auffassung des Cephalophorenauges, wie er in den gebräuchlichen Lehrbüchern der Zoologie und vergleichenden Anatomie seinen Ausdruck

findet, lediglich darauf zurückführen, dass man vor lauter einzelnen Divergenzen das Gemeinsame übersah, und sich in dem Détail verlor, dem man eine Bedeutung zuschrieb, die es, wie ich nun zu zeigen versuchen werde, nicht beanspruchen kann.

Bei der später zum Auge sich ausbildenden Einstülpung der Haut eines Cephalophoren gehen zweierlei Elemente in die Bildung derselben ein, die anfänglich für unsere optischen Hülfsmittel sich nicht auseinanderhalten lassen, später aber sowohl morphologisch wie functionell sich scharf von einander sondern. Die erste der Formen ist dazu bestimmt, den physiologisch bedeutsamsten Theil des Auges zu bilden, die Retina, deren Elemente wohl in den verschiedenen Sehorganen mannigfaltige Modificationen erleiden können, über deren morphologische Gleichwerthigkeit indessen sich trotzdem schwerlich eine Verschiedenheit der Ansicht geltend machen lässt. Anders sieht es mit der zweiten Categorie aus, deren Functionen sich nicht als so einheitliche darstellen, und deren Habitus in Folge davon auch ein äusserst variabler ist. Einen bedeutsamen Fortschritt in der richtigen Würdigung ihrer functionellen wie morphologischen Stellung sehe ich in der oben schon besprochenen Auffassung, welche J. Carrière für sie vertritt, doch ist er meines Erachtens auf halbem Wege stehen geblieben. Seine „Sekretzellen“ des Gasteropodenauges, denn um diese handelt es sich hier, gehören nicht nur den Gasteropoden unter den cephalophoren Mollusken an, sondern sie finden sich auch bei den Heteropoden und Cephalopoden wieder, bei letzteren aber in einer Reihe von eigenartigen Modificationen. Während J. Carrière ihre sichtbaren Leistungen im Gasteropodenauge noch mit einem einzigen Ausdruck („Gallertkörper“) zusammenzufassen wagen durfte, obschon häufig genug auch bei diesem schon eine Differenzirung in zwei verschiedene Theile vorkommt, die man herkömmlicher Weise als „Glaskörper“ und „Linse“ auseinander zu halten pflegt, decken sich namentlich bei den Cephalopoden ihre Function und ihr Produkt nicht mehr so innig mit jenen Namen, dass ich sie auch dafür noch für verwerthbar halten könnte. Ich möchte deshalb für diese Zellen den Namen Emplem-Zellen, und für ihr Produkt den Namen Emplema oder Emplem*) in Vorschlag bringen, die sich beide mit meinen Vorstellungen von ihnen besser in Einklang bringen lassen.

Unter Emplemzellen im Auge der Cephalophoren verstehe ich alle irgend epithelialen Zellen, welche nicht notorisch als Sinnesepithel anzu-

*) Abgeleitet von ἐμπίπλημι (anfüllen, το πλῆσμα, πλῆμα, die Ausfüllungsmasse, das was anfüllt etc.).

sehen sind; ich schliesse also nur die eigentlichen Retinazellen, soweit sie als stäbchenbildende Perceptionseinheiten fungiren, von ihnen aus. Unter Emplem verstehe ich in Consequenz davon alle von den Emplemzellen gelieferten Producte, welche im Innern des Auges auftreten, und ohne Rücksicht darauf, ob diese Producte flüssig, gallertartig oder fest, ob sie geformt oder ungeformt sich darstellen.

Die hier vorgeschlagene Benennung verfolgt in erster Linie den Zweck, das allen Formen des Emplems Gemeinsame in den Vordergrund treten zu lassen gegenüber den Verschiedenheiten, die in den einzelnen Augenformen sowohl, als in den verschiedenen Regionen eines und desselben Auges auftreten können, und diese so als nur secundäre, mehr untergeordnete Phänomene zu bezeichnen. Auf eine Beseitigung der andern üblichen Termini hommt es dabei keineswegs an, ebensowenig wie die Aufstellung eines besonderen Classennamens im System die Namen der Ordnungen, Familien etc. überflüssig machen will.

Wie ich mir die Sache denke, werden folgende Ausführungen näher klar machen.

In den Augen der Gasteropoden ist das Emplem sehr einfach und wenig differenzirt, vor Allem ohne geformte Elemente. Bald erfüllt es die Augenblase nur als eine structurlose, überall gleichartige gallertige Masse („Glas- oder Gallertkörper"), bald scheidet sich in dieser noch eine ebenfalls structurlose, aber von der Grundmasse mehr oder weniger sich abgrenzende sphäroidale, auch durch ihre stärkere Consistenz wie durch höheren Brechungsindex auffallende Linse aus. — Dem entsprechend sind auch die Emplemzellen nur wenig differenzirt; als solche dürfen wir wohl das sog. innere Corneaepithel, und dann die zwischen den Retinaelementen eingestreuten „Sekretzellen" (J. Carrière) oder „Stäbchenzellen" (Hilger-Bütschli) in Anspruch nehmen.

Etwas höher complicirt erscheint das Emplem des Heteropodenauges. Auch hier wird zwar die Hauptmasse desselben gebildet von einer gallertartigen Substanz, dem structurlosen „Glaskörper", aber eine bedeutende Entwickelung erreicht in, oder besser gesagt, vor diesem die Linse, die ebenfalls noch, wie bei den Gasteropoden, structurlos ist, d. h. nicht aus geformten Elementen besteht. Zu den genannten unter den Begriff des Emplema fallenden Bestandtheilen kommt nun aber noch ein neuer, den Gasteropoden soviel wir wenigstens wissen noch fehlender hinzu: die Limitans, entstanden aus Fasern, welche zwar in der fertigen Limitans selbst als solche nicht mehr nachweisbar sind, die aber wohl als Fäden von den zwischen den Retinazellen

eingestreuten Emplemzellen (Limitanszellen) zur Limitans hin verfolgt werden können. Im Uebrigen verhält sich die Limitans zum amorphen Glaskörper etwa wie die Linse: sie besitzt wie letztere eine bestimmt abgegrenzte selbständige Form und einen besonderen Brechungsindex. Mit dem Auftreten dieses neuen Differenzirungsproduktes des Emplems treten auch weitere Differenzirungen der Emplemzellen auf; ausser dem Cornea- und dem Pigmentepithel kommen die sehr wesentlich in ihrem Habitus abweichenden Limitanszellen zur Geltung, die hier allein sich in die Retina hinein erstrecken; eine weitere Form würden noch die oben beschriebenen räthselhaften Zellen darstellen, wenn es gelänge, ihre Function als Sekretzellen über jeden Zweifel hinaus sicher zu stellen.

Die grösste Differenzirung zeigt das Emplem aber, wenn wir von *Nautilus* absehen, bei den Cephalopoden. Hier finden wir neben dem gallertigen oder fast wasserflüssigen Glaskörper, welchen das Cephalopodenauge mit dem der Gasteropoden und Heteropoden, sowie neben der aus Fasern entstehenden Limitans, welche es blos mit dem letzteren gemeinsam hat, auch eine Linse, welche nicht nur aus Fasern entsteht wie die Limitans, sondern auch diese Entstehung aus geformten Elementen zeitlebens erkennen lässt. Ich betrachte demnach auch die Zellen des Corpus epitheliale, denen die Ausscheidung der Linsenfasern obliegt, nur als Emplemzellen, morphologisch und (wenigstens generell) physiologisch gleichwerthig einerseits den Zellen des Pigmentepithels (zwischen Linsenrand und Retina), welche den Glaskörper, andrerseits den Limitanszellen, welche die Limitans liefern — aber ebenso auch gleichwerthig mit den „Secretzellen“ im Auge der Gasteropoden, welche nur einen „Gallertkörper“, eventuell auch eine linsenartige Concretion in diesem zu liefern bestimmt sind.

Nun besteht aber die Linse des Cephalopodenauges aus zwei Segmenten, von denen nur das innere innerhalb der dem Gasteropodenauge in toto vergleichbaren (primären) Augenblase seinen Ursprung hat, das äussere aber eine Neubildung sui generis, eine Art von accessorischer Auflagerung darstellt. Als Emplem in des Wortes engster Bedeutung können wir demnach, streng genommen, dieses äussere, resp. vordere Linsensegment füglich nicht mehr bezeichnen, trotzdem der Bildungsmodus mit dem des innern Segmentes in allen Einzelheiten sonst absolut identisch ist. Bei rigoroser Auffassung würde es also gestattet sein, das äussere Segment als etwas von dem innern Verschiedenes durch eine besondere Bezeichnung, etwa Epiplem, besonders abzutrennen, obgleich ich, offen gestanden, Zweifel an der Nothwendigkeit einer solchen speciellen Bezeichnung als durchaus berechtigte gerne anerkenne.

Dass bei *Nautilus* das Emplem eine sehr geringfügige Rolle spielt, mag hier noch flüchtig erwähnt werden. Ob im Leben das Thier eine Art von Glaskörper in seiner mit der Aussenwelt commmunicirenden Augenkammer hat, ist m. W. noch nicht constatirt. Wenn meine in der frühern Abhandlung versuchte Deutung auf Richtigkeit Anspruch machen kann, was zu entscheiden die Aufgabe späterer Untersuchungen sein dürfte, so würde sich vielleicht das ganze Emplem bei *Nautilus* auf die Limitans beschränken.

Wenn meine hier dargelegte Ansicht von der Natur des Augeninhaltes, also wesentlich des dioptrischen Apparates des Auges der Cephalophoren, Zweifeln oder Bedenken begegnen sollte, so dürften diese wohl weniger aus der Natur der so verschiedenartig constituirten Sekrete, die ich als Emplem zusammenfasse, ihre Nahrung ziehen, sondern wohl eher aus dem an verschiedenen Stellen recht verschiedenen Habitus der Emplemzellen. Diese bieten in der That bei den hier in Betracht kommenden Thierclassen ebenso bedeutsame Formverschiedenheiten dar, wenn man z. B. die an correspondirenden Stellen verschiedener Augen vorkommenden, also am ehesten zur Vergleichung unter sich auffordernden Elemente zusammenstellt, als wenn man die Emplemzellen von verschiedenen Stellen eines und desselben höher differenzirten Auges mit einander vergleicht. Aber mag die Vergleichung in dieser oder in jener Richtung geschehen, die Gemeinsamkeit der Function ist ebensowohl vorhanden, wie die Gemeinsamkeit des Ausgangspunktes der verschiedenen Zellenformen. Die von den einzelnen Zellcategorien gelieferten Sekrete werden unter sich wohl gewisse chemische Verschiedenheiten aufweisen, wie sie sich auch physikalisch hinsichtlich ihrer Consistenz von einander unterscheiden; von letzterer hängt es ja ab, ob das Produkt der einzelnen Zelle eine gewisse dauernde Selbständigkeit behält (wie bei den Fäden der Zellen des Corpus epitheliale der Cephalopoden, die als Linsenfasern persistiren), oder ob es mit dem der Nachbarzellen sich vermischt oder verschmilzt (z. B. zum gallertigen Glaskörper), — diese Unterschiede sind aber, wie ich wenigstens glaube, nicht wesentlichere, als der zwischen dem flüssigen Urin der Säugethiere und dem breiigen der Vögel. Aber auch hinsichtlich der Differenzen der Form- und Grössenverhältnisse der Emplemzellen dürften nur aus diesen selbst hergeleitete Einwendungen, wie ich glaube, kaum allzuschwer in's Gewicht fallen, namentlich dann nicht, wenn man noch zugiebt, dass deren Form und Inhalt nicht nur durch ihre sekretorische Hauptfunktion, sondern auch noch durch accessorische Nebenfunktionen (z. B. Abblendung des seitlich einfallenden Lichtes und dgl.) mit bestimmt wird. So sind z. B. die Zellen der Augenblase der Gasteropoden, welche

die Einstülpungsöffnung verschliessen (das sog. innere Corneaepithel), völlig klar und durchsichtig; ob und wieviel sie zu der Absonderung des Emplems beitragen, lässt sich freilich z. Z. noch kaum bestimmen; ebenso scheinen die zwischen die Retinaelemente eingestreuten Emplemzellen allgemein pigmentfrei zu sein. Aber bei den Heteropoden sind die seitlich hinter dem Cornearand folgenden Mantelflächen des Augenkörpers von Epithelien von verschiedener Form und Grösse, die theils pigmentirt, theils pigmentfrei sind, der Hauptsache nach gebildet, ohne dass wir nach unseren anatomischen Untersuchungen daraus eine Verschiedenheit in ihrer Betheiligung an der Ausscheidung des Glaskörpers herzuleiten im Stande wären. Auch die Limitanszellen dieser Thiere treten wieder ganz anders auf mit ihrem auf's Aeusserste verschmächtigten Körper, und jedenfalls führen sie, wenn überhaupt, doch sicher in der Umgebung der Kerne keinen Farbstoff. — Am weitesten aber gehen die Emplemzellen hinsichtlich ihrer Formverhältnisse auseinander bei den Cephalopoden; die zur Bildung der Linse bestimmten haben eine überraschende Aehnlichkeit mit Ganglienzellen, wofür sie ja auch vor noch gar nicht so langer Zeit einmal ausgegeben wurden; auf diese folgt nach innen bis zum Retinarand als recht grosser Gegensatz dazu eine ringförmige Zone, bedeckt mit einem ganz normal gestalteten Pigmentepithel, welches den Glaskörper auszuscheiden hat, und zwischen den Retinazellen eingestreut liegen, wieder abweichend genug gebaut, die minimalen Limitanszellen, für die das bei Gelegenheit der Heteropoden Gesagte im Wesentlichen ebenfalls Geltung behält. Aber, ich wiederhole es, trotz all dieser grossen Verschiedenheit in ihrer Erscheinungsweise und der geringfügigeren hinsichtlich ihrer Hauptfunktion halte ich diese sämmtlichen Elemente nur für specielle Modificationen einer einzigen Urform, einer **einzelligen Drüse**.

Für die eigentlich sensorischen Zellen der Retina wird, trotzdem ihre Formverschiedenheit in den Augen der drei Classen ebenfalls eine nicht unbeträchtliche ist, durch das Einheitliche ihrer Function wohl von vornherein ein jeder Zweifel auch an ihrer morphologischen Vergleichbarkeit unter sich als ausgeschlossen betrachtet werden dürfen. Ob wir in der weiten Reihe der fraglichen Augenformen diejenige Substanz, in deren moleculäre Veränderung unter dem Einflusse des Lichtes wir die erste Etappe für das Zustandekommen der subjectiven Lichtempfindung verlegen, vom Zellenleib in Gestalt eines Stäbchens gesondert erblicken, oder nicht; ob dieses Stäbchen durch einen differenzirten Abschnitt des Zellenkörpers (Sockel) getragen wird, oder ihm ohne eine solche Vermittelung aufsitzt; ob die Stäbchen für sich isolirt bleiben, oder in Form von Rhabdomen sich seitlich an einander, oder aber

wie bei den Heteropoden sich über einander zusammenfügen; ob endlich ihre Substanz mehr homogen, oder in Plättchen zerfallen ist — das Alles übt auf unser Urtheil in diesem Sinne keinen Einfluss. Diese Verhältnisse mögen von grösster Bedeutung für das Quantum und den Modus der Leistung sein, für das Quale derselben sprechen sie ebensowenig mit, wie sie für die morphologische Deutung als Derivate von einer einzigen Urform in Betracht kommen. Wenn wir hier fün die physiologisch in erster Reihe stehenden Bausteine des Sehorgans eine Homotypie als selbstverständliche Concession an die morphologische Auffassung voraussetzen, warum sollte eine gleichartige Homotypie der Elemente zweiten Ranges, wie sie oben ausführlich motivirt wurde, nicht ebensogut unsern morphologischen Anschauungen einverleibt werden können?

Von besonderem Interesse ist es übrigens noch, dass der Begriff der Emplemzellen auch noch ausserhalb des Typus der Weichthiere der Verwendung fähig ist. Ich denke hierbei an das von Carrière nachgewiesene Vorkommen derselben in den Augen der Chaetopoden, wo sowohl ihre Anordnung, wie ihr Verhalten zu Glaskörper und Linse (Emplem) ganz dasselbe zu sein scheint, wie bei den Cephalophoren. Ich darf hier wohl die Bemerkung einfügen, dass ich sie auch im Auge der Alciopiden beobachtet habe, wo sie sowohl Carrière, als seinen Vorgängern (Greef, V. Graber) entgangen waren. Sie sind übrigens nicht allzureichlich in ihnen enthalten. Indessen dürfte es vorläufig doch wohl noch gerathen sein, die Homologie zwischen ihnen und denen der Cephalophoren nicht allzu nachdrücklich zu betonen.

Auch an die Darstellung vom Baue der Seitenaugen der Scorpione, wie sie E. Ray Lankester und Bourne*) gegeben haben, wird man unwillkürlich erinnert. Während bei den centralen Hauptaugen dieser Thiere die Zellen des Glaskörpers, welche die Cornealinse als Cuticularbildung ausscheiden, bekanntlich zwischen Linse und Retina für sich ein abgeschlossenes Stratum bilden, sind in den Seitenaugen die Zellen des Glaskörpers und die Retinaelemente, ganz wie die Emplem- und Retinazellen der Gasteropoden und Chaetopoden, unter einander gemischt, und bilden zusammen eine einzige Zellenlage. Aber die ununterbrochene Continuität der Cuticularlinse mit der allgemeinen Leibescuticula bei den Scorpionen bildet ein Moment, das eine scharfe Auseinanderhaltung erforderlich macht.

*) E. Ray Lankester and A. G. Bourne, The Minute Structure of the Lateral and the Central Eyes of Scorpio and of Limulus; in: Quarterly Journ. of Mikr. Sc. Vol. XXIII. New. Ser. 1883. pag. 177 u. ff. Taf. X—XII.

Da ich gerade die Scorpione berührt habe, so möge mir noch eine Schlussbemerkung verstattet sein, welche das Verhältniss des Arthropodenstemma zum Facettenauge angeht. Auch Bütschli hat in seiner schon citirten Nachschrift zu Hilger's Aufsatz (l. c. p. 374—375) seine Zustimmung zu der Ansicht von Ray Lankester und Bourne ausgesprochen, wonach das Facettenauge nicht durch Aggregation von zahlreichen Einzelaugen, sondern umgekehrt durch Segregation einer anfänglich gleichförmig beschaffenen Retina in Einzelaugen hervorgegangen zu denken wäre. Er beruft sich dabei auf die Phyllopoden, deren Augen allein in der Retina eine Zusammensetzung aufweisen, an welcher die Cornea nicht participirt, und betont dabei das (palaeontologische) Alter derselben; auch werden die Gruppenbildungen der Retina-Elemente des Schneckenauges herbeigezogen, um die Möglichkeit einer solchen Segregation zu versinnlichen. Dass diese Argumente soviel Gewicht haben sollen, wie Bütschli anzunehmen scheint, möchte ich vor Allem aus dem Grunde bestreiten, weil keines derselben die eigentliche Hauptschwierigkeit auch nur streift, geschweige denn beseitigt. Eine Umwandlung eines einfachen Auges mit concaver Retina und convexer Cornealinse setzt doch schon das Vorhandensein beider Bestandtheile voraus, und nicht minder das Vorhandensein selbst auch wieder das Functioniren derselben in ganz bestimmter Weise (durch Bildprojection nach dem Princip der Camera obscura). Eine Zerfällung eines solchen einheitlichen Sehorgans in eine grössere Anzahl von subordinirten Einzelaugen lässt sich zwar ganz leicht hypothetisch aussprechen, so lange man vergisst, dass das daraus resultirende Gesammtauge in ganz anderer Weise (nach dem Princip der Isolation) zu functioniren bestimmt ist; sie lässt sich aber um so schwerer in ihrem Hergang vorstellen, wenn man sich die ganz naturgemässe und deshalb nicht abzuweisende Bedingung gefallen lassen muss, dass das Organ während seines Umbaues seine Leistungsfähigkeit nicht grösstentheils oder ganz einbüssen soll. So lange daher nicht ein Modus angegeben wird, nach welchem ein solcher Umformungsprocess vereinbar ist mit der ungeschwächten Leistungsfähigkeit eines schon recht entwickelten Organes, kann meiner Ansicht nach jene Annahme, zu der nun auch Bütschli sich bekennt, nicht Anspruch darauf erheben, als eine natürlichere Lösung betrachtet zu werden, denn sie fügt zu den schon vorhandenen Schwierigkeiten nur noch eine neue, und, wie ich fast glauben möchte, eine unüberwindliche hinzu.

Da die Gruppirung der Retina-Elemente der Gasteropoden ihren zureichenden Grund in der entsprechenden Vertheilung der analogen Zellen der Epidermis dieser

Thiere hat, werden wir ihr hoffentlich nicht wieder als Argument für die Zusammenhänge der Stemmata und Facettenaugen der Arthropoden begegnen.

Ein von Carrière (l. c. pag. 188, 189) herrührender, auf unstreitig rationellerer Basis (den embryologischen Vorgängen) stehender Versuch, die Controverse zu lösen, dürfte bei genügender Vermehrung des thatsächlichen Materiales wohl mehr Aussicht haben, zur Klärung beizutragen; doch ist hier nicht der Ort, näher darauf einzugehen.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. I und II.

A. Erklärung einiger öfters wiederkehrenden Bezeichnungen.

V., D. = Ventrale, dorsale Seite des Auges.
G. K. = Glaskörper desselben.
Pig. E., Pig. E.' = Pigmentepithel der ventralen und dorsalen Seite.
Lim. = Membrana limitans s. homogenea.
Lim. f. = Limitansfasern.
Lim. Z. = Limitanszellen.
R. Z. = Kernführender Abschnitt der Retinazellen.
Sck. = Stäbchensockel.
St. = Stäbchen, deren Reihen durch die Ziffern *1—6* bezeichnet sind.
R. Sp. = Retinaspalte.
Gr. = Grenzmembran.
C. F. = Circulärfasern.
Ca. = Carina des Auges.
C. = Cuticuläre Hüllhaut desselben.
M. retr. = Dorsaler musculus retractor.
N. f. = Nervenfaserlage der Retina.
N. f.' = Einzelne Fasern derselben bei ihrem Eintritt in die Retinazelle.
N. f.'' = Fortsetzung der Nervenbündel in die Costalregionen.
Retic. = Reticulum.
Rad. = Radiculae der Retinazellen.
Rad.' = Radiculae des (ventralen) Pigmentepithels.
Gang. = Ganglienzellen der Retina.
Z., Z.' = Zellen unbekannter Bedeutung in der ventralen und dorsalen Costalregion.
N. op. = Nervus opticus.
Co., Co.' = Cornea, resp. deren Fragmente.

B. Erklärung der Figuren.

Taf. I.

Fig. 1—3. Ansichten eines linken Auges von *Pterotrachea coronata* bei ganz schwacher Vergrösserung. Fig. 1. Ansicht von der Dorsalseite. Fig. 2. Ansicht von der Ventralseite. Fig. 3. Ansicht vom äussern Rande. — In Fig. 1 ist die Cornea nach ihrer ungefähren Erstreckung und Form in unverletztem Zustande durch die Linie *Co.* angedeutet; *L.* = Linse. Die Buchstaben *a—c*

und a'—c' bedeuten die gleichen stärker pigmentirten Streifen in ihrem Auftreten auf den verschiedenen Seiten des Auges, worüber der Text zu vergleichen ist. Bei * eigenthümliche Falte vom Schnabel der Carina zur Mantelfläche des Auges.

Fig. 4. Längsschnitt durch die hintere Augenpartie; senkrecht auf die Ebene der Carina, zeigt also die Retina (*R.*) und Limitans im Querschnitt (Zeiss, Obj. AA. Oc. 2 $^{52}/_{1}$). a—c und a'—c' wie in Fig. 1—3. Zur allgemeinen Orientirung über das Auge bestimmt.

Fig. 5. Querschnitt der Retina und der nächsten Umgebung, um die Pigmentvertheilung und die allgemeinen Beziehungen der Augenbestandtheile in der Retinaregion des Auges zu zeigen. Die Carina (*Ca.*) ist bloss angedeutet (DD. 2 $^{230}/_{1}$).

Fig. 6. Membrana limitans, isolirt, von der retinalen Seite gesehen. An dem einen Ende hängt noch ein Restchen Glaskörper (*G. K.*). Die Zahlen *1'*—*6'* bezeichnen die Leisten, welche den gleichbezeichneten (ohne Index) Stäbchenreihen der Retina in Fig. 5 entsprechen. — Bei * eine kleine Verletzung, bei ** Convergenz der Leisten, entsprechend der Convergenz der Stäbchenreihen in Fig. 11^{a} (Taf. II) (AA. 2. $^{52}/_{1}$).

Fig. 7. Ein kleines Stück der gleichen Membrana limitans, um den Ursprung der Limitansfasern zu zeigen (H. Imm., 2; $^{430}/_{1}$).

Fig. 8. Querschnitt durch die Retina, deren Sockel theilweise zerstört sind (vgl. den Text); besonders um die auf der linken Seite der Abbildung zwischen den Stäbchen herausgezogenen Limitansfasern (*Lim. f.*) in ihrem Zusammenhang mit der Membran zu zeigen (H. Imm., 2; $^{430}/_{1}$) (von einem kleineren Auge).

Fig. 9. Theil eines Querschnittes durch die Retina, aus dem die Limitans entfernt ist; Pigment zerstört; zeigt besonders das Verhalten der kernführenden Abschnitte der Retina zu den Sockeln, und dieser zu den Stäbchen; ausserdem die Streifung, resp. Plättchenstructur dieser letztern (H. Imm., 2; $^{430}/_{1}$). (Von einem grössern Auge.)

Fig. 10. Ganglienzellen der Retina, sowie die basalen Enden der Retinazellen (*R. Z.*), um die Einlagerung und Vertheilung der ersteren zwischen den Nervenfasern und in das Reticulum zu zeigen. — Der linke Rand der Zeichnung entspricht der dorsalen Seite des Auges ($^{1}/_{12}$" Homog. Imm., 2; $^{505}/_{1}$).

Taf. II.

Fig. 11^{a}, 11^{b}. Flächenschnitt durch die Retina eines kleinen Auges, um die reihenartige Anordnung der Stäbchen zu zeigen. Die Sockel sind wegen des zu kleinen Massstabes nur im Allgemeinen angedeutet. Von den Stäbchenreihen sind blos die mit *2*—*6* bezeichneten ihrer ganzen Länge nach getroffen, die erste nur auf zwei kürzeren, nicht zusammenhängenden Strecken (rechts in der Figur 11^{a}). — Fig. 11^{a} ist mit CC, 2 ($^{145}/_{1}$) wiedergegeben, 11^{b}, lediglich um als Ueberblick zu dienen, nach nur 30facher Vergr.

Fig. 12. 13. Querschnitte durch die Retinazellen, erstere in der Gegend des Kernes, letztere eine Strecke darüber. — In der Kerngegend findet sich eine axial gelegene nicht gestreifte Protoplasma-Anhäufung, aber nur ein geringer gestreifter Wandbeleg; weiter nach oben ist erstere verschwunden, dafür ist der Wandbeleg entsprechend verstärkt ($^{1}/_{18}$" Homog. Imm., 2; $^{810}/_{1}$).

Fig. 14. Aus einem Flächenschnitte der Retina; Querschnitte durch eine Anzahl von Stäbchen der Reihen *4* und *5*, sowie der zugehörigen Sockel darstellend. (Die Granulirung der letzteren ist etwas zu grob ausgefallen.) Zwischen den Stäbchen sind die feinen Querschnitte von Limitansfasern zu bemerken (*Lim. f.*) ($^{1}/_{18}$" Homog. Imm., 2; $^{810}/_{1}$).

Fig. 15. *A—C* Querschnitte der Stäbchen an andern Stellen, auch mit Limitansfasern (Gl. Vergröss.).

Fig. 16. Ein Stück eines Querschnittes, Randpartie, um das Verhältniss der Nervenfasern zu den Retinazellen, ferner das der letzteren zu den Radiculae zu zeigen. Im Innern der Retinazellen sieht man um den Kern die axiale granulirte Protoplasmamasse, über welche der gestreifte Wandbeleg sich hinzieht. (Dieselbe Vergr.).

Fig. 17. Aus einem Flächenschnitt der Retina, Randpartie, um die Theilung der Retinazellen in die Radiculae zu zeigen. (Gleiche Vergr.).

Fig. 18. Schema, um die Verhältnisse, welche in Fig. 16 und 17 nach Präparaten gezeichnet sind, perspectivisch zu verdeutlichen.

Fig. 19. Stück aus einem Längsschnitt durch das Auge, aus der ventralen Costalregion, um die in das Pigmentepithel (*Pig. Ep.*) eingelagerten Zellen (*Z.*) räthselhafter Bedeutung, sowie deren Zusammenhang mit Fasern der Nervenstränge (*N. f.''*), endlich die Radiculae des Pigmentepithels (*Rad.'*) zu zeigen. ($^{1}/_{12}$'' Homog. Imm. 2; $^{505}/_{1}$).

Fig. 20. Aus einem Flächenschnitt durch die Retina, in dem Niveau der Retinaspalte, unweit der Grenzmembran, um die Vertheilung der Zellen in ihr, sowie die horizontalen, vermuthlich mit den Circulärfasern zusammenhängenden, sie ausfüllenden Fasern zu zeigen. — Die kleinen, zwischen den Zellkernen zerstreuten Punkte sind Querschnitte von Fasern, welche zur Grenzmembran aufsteigen (vgl. Fig. 9, *R. Sp.*) (H. Imm., 2; $^{430}/_{1}$).

(Mit Ausnahme der Fig. 1—3 und Fig. 18 sind alle Abbildungen mit Hülfe der Abbé'schen Camera lucida entworfen.)

Beiträge

zur

Kenntniss fossiler Hölzer

von

Gregor Kraus.

III. Die Göppert'sche Protopitys Bucheana. Mit 2 Tafeln.
IV. Kritik fossiler Taxaceenhölzer. Mit 1 Tafel.



III. Die Göppert'sche Protopitys.

Das im Vorstehenden genannte, merkwürdig gebaute Holz wurde zuerst*) im Jahre 1844 von Göppert in seiner Bearbeitung der Fossilien für Wimmer's schlesische Flora (II, 218) unter dem Namen *Araucarites Buchianus* aus dem Uebergangskalk von Schlesisch-Falkenberg erwähnt; aber erst 3 Jahre später gab Unger in der Chloris protogaea (p. 31), wohl nach Göppert'schen Präparaten oder Daten, eine Beschreibung des Baues, in welcher die merkwürdigen *„pori compressi uniseriales contigui“* als das unterscheidende gegenüber andern Arten hervorgehoben; im übrigen darin kein Grund gefunden wurde, das Holz von Hölzern mit *pori contigui* d. h. der Gattung *Pinites Witham (Araucaroxylon)* zu trennen. Den Unger'schen Namen *Pinites Göpperti* änderte Endlicher in der Synopsis Coniferarum (p. 300) in *Dadoxylon Buchianum,* ohne im Uebrigen etwas Neues zu bringen.

Erst in der ausführlichen Beschreibung des Holzes, welche 1850 Göppert in der „Monographie der fossilen Coniferen“; (hier ist auch auf Taf. 37 Fig. 4—7 und Taf. 38 Fig. 1 — 2 die erste Abbildung des Holzes gegeben) veröffentlichte, hebt dieser mit Recht hervor, dass die Treppenporen eine Trennung von allen andern Hölzern verlangen: „Diese eigenthümliche Form, die wir als eine Mittelform zwischen porösen und Treppengefässen betrachten, entfernt die vorliegende Art auffallend von allen Coniferen, während sie sonst ihnen ähnlich, und wie dies fossilen Pflanzen und Thieren älterer Formationen wohl eigen ist, Kennzeichen mehrerer Gruppen in sich vereinigt, wie die zonenlose Beschaffenheit des Holzes von *Araucarites* und die einfachen Harzgänge der *Cupressineen.* Aus diesen Gründen konnte unsere Art un-

*) Dass die schon früher von Witham (*The internal structure of fossil vegetables* 1833 S. 40 ff. und Taf. VIII Fig. 7—12 beschriebene *Anabathra pulcherrima* mit unserm Holze identisch sei, möchte ich, bei aller Wahrscheinlichkeit, doch nicht mit Bestimmtheit behaupten.

möglich bei der Gattung *Araucarites* bleiben, sondern nur zu einer eigenen neuen Gattung erhoben werden, für die wir einen Namen wählen, der zugleich die geologische Epoche andeutet, in welcher sie erst vegetirte."

Die von Göppert gegebene Beschreibung und Abbildung lässt nach den heutigen Anforderungen an solche mancherlei zu wünschen übrig; ein gut Theil des Mangelhaften darf wohl auf Rechnung des schlechten Erhaltungszustandes seines Holzes gesetzt werden. Denn das Stück war verkalkt. Es handelt sich aber um ein Holz, das eine eingehendere Prüfung vollauf verdient, ein Holz, das zwar in den Markstrahlen und nach dem Bau aus blossen Tracheiden mit den Coniferen übereinkommt, von ihnen aber durch treppenartigen Wandbau weit abweicht. Gerade dieser Treppenbau der Tracheidenwände ist auf der Göppert'schen Figur nur im Rohen wiedergegeben.

Es war daher ausserordentlich willkommen, dass Göppert vor mehreren Jahren in dem „Arboretum fossile" unter N. 16—18 Originalschliffe seines Holzes zugänglich machte. Es liess sich an diesen Schliffen zunächst die Richtigkeit von Göppert's Angaben constatiren, zugleich aber auch weitere Studien anstellen.

Mir selbst waren die Göppert'schen Originalschliffe auch aus dem Grunde besonders werthvoll, weil ich mit denselben die Identität eines weit besser erhaltenen, verkieselten kleinen Fragmentes feststellen konnte, das ich der Güte des Herrn Prof. Sandberger in Würzburg verdanke und das angeblich aus der Lettenkohle („Neue Welt" bei Basel) stammt.

Dieses und der Göppert'sche Originalschliff, sind es, auf welche ich die folgenden Betrachtungen gründe. —

Betrachtet man den Querschliff, so ist an demselben, sowohl an dem Göppert'schen Original, wie am Baseler Fragment, auf den ersten Blick keine Spur einer Jahrringbildung zu sehen; Göppert nennt ausdrücklich sein Holz „*lignum ezonatum*", bei näherer Betrachtung will es mir aber scheinen, als ob eine deutliche Jahrringdifferenz vorhanden sei. Einmal zeigt das Göppert'sche Holz, das beim Fossilificiren Druck ausgesetzt war, sehr schön schiefgedrückte Zonen des Gewebes, ganz so, wie die dünnwandige Jahrringpartie in zahllosen Braunkohlenhölzern, andrerseits sind an einigen Stellen deutlich scharfe Absätze quadratischer gegen rechteckige Zellen. Das deutliche Merkmal der Jahrringe freilich, der scharfe Absatz dick- und dünnwandiger Elemente ist bei der meist hochgradigen Zerstörung der Wand bis auf die Intercellularsubstanz nicht zu constatiren. Durch das (Taf. I Fig. 1) regelmässige 4—6eckige Maschwerk der Tracheiden ziehen 1—2reihige Markstrahlen, deren Zellen von an-

sehnlicher Länge mit spärlichen grossen Poren besetzt und hie und da einer Art harzähnlicher Körner versehen sind. Die Dimensionen der Tracheiden sind bei beiden Hölzern etwas verschieden:

	Tangent. Breite.	Radiale Breite.
Falkenberg	54,4 μ	68,5 μ
Basel	40,0 μ	52,5 μ.

also beim Baseler Holz geringer.

Die Markstrahlzellen sind im ersteren Holz 154 μ, beim letzteren 198—200 μ lang; hier herrscht also das umgekehrte Verhalten.

Im Tangentenschliff werden wir nur über die Markstrahlhöhe orientirt. Denn Tangentialtüpfel besitzen die Tracheiden nicht. Die Markstrahlen zeigen sich am Baseler Exemplar (Taf. I. Fig. 2) meist — aber nicht ausnahmslos — einreihig, und aus 3—40 Zellen hoch; auf 1 □ Millimeter kommen ca. 35 Markstrahlen. Die eirundliche Zellform erhellt aus Taf. I. Fig. 3. Die Höhe der Zellen schwankt zwischen 40—47, die Breite zwischen 27—34 μ.

Der interessanteste Theil ist der Radialschnitt. Betrachtet man denselben mit schwacher Vergrösserung, so erscheinen die Tracheiden zumeist wie Treppenfaserzellen (Taf. II. Fig. 1), nur an einzelnen Stellen gewahrt man Tüpfelformen. Stärkere Vergrösserung gut erhaltener Stellen zeigt, dass man es in der That mit 1—2-reihigen, etwa zwei Drittel der Zellbreite einnehmenden, querbreiteren Hoftüpfeln zu thun hat, deren spaltenförmige Innenpori sich kreuzen. Die kleineren Tüpfelhöfe (die rundlichen) fand ich 8,8—11 μ, die querbreiteren Tüpfelhöfe 15,4—17,6 ja bis 22,5 μ lang (bei einer Wandbreite von 35,2). Die Spaltenporen haben gleichfalls verschiedene Länge und etwa 3,5 — 4,5 μ Breite. Wie meine Zusammenstellungen von Tüpfelhofgrössen (Beiträge zur Kenntniss fossiler Hölzer 1882, S. 24—26) beweisen, harmoniren diese Maasse, wenigstens der kleinen Tüpfel, ganz besonders mit denen der *Araucarien* (9,2—12,8).

Die Markstrahlzellen zeichnen sich radialwärts durch gewöhnlich mehrere (2—3) oft auch mehr, selbst 9 schiefovale relativ grosse Poren aus. Länge 8,8—11, Breite 6,6—7,7 μ.

Parenchymatische Elemente sind mir weder auf dem Radial- noch auf einem andern Schnitte aufgestossen.

Fassen wir die im Vorstehenden gegebene nähere Charakteristik zusammen, so erhalten wir allerdings im Wesentlichen die Merkmale des Coniferenholzes — nach Gleichartigkeit der Tracheiden und Markstrahlbildung, — in der Tüpfelbildung zugleich aber eine totale Abweichung. Göppert nahm aus diesen Quertüpfeln nur den Anlass, ein neues Coniferen-Genus: *Protopitys*, zu gründen. Nach unseren heutigen Kenntnissen dürfte aber zunächst die Frage entstehen, ob das Holz überhaupt einer Conifere angehört.

Es muss vor Allem beachtet werden, dass das Holz in einer Formation vorkommt, in welcher nicht bloss Coniferen, sondern ebenso häufig tiefer stehende Gewächse mit Holzstämmen vorhanden sind, nämlich *Cycadeen* und *Lycopodineen*.

Vergleicht man nun aber z. B. die Bauübersicht, welche Renault (Cours de botanique fossile. I. anné 1881. p. 43) gibt, so werden wir auf die *Sigillarieen* verwiesen: deren Holz besteht ausschliesslich aus Treppentracheiden.

Das Holz der *Sigillaria spinulosa* beschreibt Renault (p. 139) folgendermaassen: „Les trachéides qui composent le cylindre ligneux sont allongées et rayées, disposées en séries rayonnantes séparées par de minces rayons medullaires. Ceux-ci sont assez étendus longitudinalement, ils renferment 10 à 12 cellules en hauteur et 1 à 2 en épaisseur.“ Diese Beschreibung würde sich auf unser Holz völlig anwenden lassen; freilich ist sie allgemein genug, und fehlen ihr die feineren Details zu einem genauern Vergleich.

Das *Stigmarien*-Holz, soweit es bekannt ist (Renault l. c. p. 156 u. s. w.) ist in ganz ähnlicher Weise gebildet.

Wie nun — wenn unsere *Protopitys* nichts anderes als ein *Sigillaria*- oder *Stigmaria*-Holzfragment wäre? —

Ich möchte es fast behaupten. Göppert gibt als Fundort seines Originals an: „In calcareo transitionis ad pagum Falkenberg Silesiae cum Stigmaria ficoide!“

Der Vergleich unzweifelhaften *Sigillaria*- oder *Stigmaria*holzes wird darüber Gewissheit bringen.

IV. Kritik fossiler Taxaceenhölzer.

Während die neueren Untersuchungen über fossile Hölzer sehr zahlreiche Repräsentanten aus den Sammelgattungen *Cupressoxylon, Cedroxylon, Pityoxylon* und *Araucaroxylon* zu Tage gefördert haben, ist es eine auffallende Erscheinung, dass von Niemand mehr ein fossiles *Taxaceen*holz entdeckt worden ist. Diese Thatsache gilt nicht bloss von den seltenen Gattungen *Spiropitys* und *Physematopitys*, die seiner Zeit Göppert entdeckte, sie gilt auch von dem angeblich viel häufigeren *Taxoxylon*. Man darf sich darüber um so mehr wundern, als die Diagnostik der Hölzer gegen früher sich entschieden verfeinert und der Eifer in der Untersuchung fossilen Holzmaterials keineswegs nachgelassen hat.

Unter diesen Verhältnissen hat sich natürlich auch keine Gelegenheit mehr geboten, die verschiedenen Gattungen und Arten dieser Familie einer erneuten Prüfung zu unterziehen. Meines Wissens bin ich selbst im Jahre 1864 der letzte gewesen, der fossile *Taxaceen*hölzer unterschied: ich habe eine Anzahl Hölzer aus der Braunkohle vom Bauersberg und Kaltennordheim auf der Rhön, und von Wackersdorf in Bayern mit dem Göppert'schen alten Taxites Aykii identificirt (Würzburger naturwissenschaftl. Zeitschr. Bd. V S. 197). Als ich vor nunmehr 20 Jahren für Schimpers Traité de paléontologie végétale II p. 363 ss. die „bois fossiles“ bearbeitete, hatte ich meine vor Jahren angefertigten Präparate dieser Hölzer einer Revision unterzogen und war dabei zur Ueberzeugung gekommen, dass die von mir als Spiralfasern der Holzzellen angesprochenen Bildungen nichts anderes als auffallend ausgebildete Spiralstreifungen seien. Ich hatte darauf hin Veranlassung genommen, mich über den problematischen Werth der *Taxoxyla* überhaupt zu äussern; leider aber hat Schimper seiner Zeit meine Daten nur frei benutzt und zu meinem grössten Bedauern gerade die hieher bezügliche Stelle weggelassen; nur aus der Synonymie der „Species“ ist gelegentlich ersichtlich, dass ich an den *Taxoxyla* Anderer Kritik geübt. — Im Laufe der Zeit ist mir nun allerlei Materiale zu weiterer kritischer Behandlung in die Hände gerathen (vgl. Sitzb. Naturf. Ges. zu Halle 25. Nov. 1882) und nachdem ich jüngsthin durch Geheimrath Römer's Güte die in dem breslauer Mineralogischen Museum befindlichen Originale Göppert's, soweit sie sich auf *Taxaceen* beziehen, zur Einsicht bekam, darf ich wohl nicht länger anstehen, die gewonnenen Ansichten über diese Hölzer niederzulegen:

denn durch dieselben werden unsere bisherigen Kenntnisse nicht unwesentlich eingeschränkt.

1. Taxoxylon Ung.

Bekanntlich wurde zuerst im Jahre 1840 von Göppert ein fossiles Holz, dem die Structur unsres Taxusholzes zukommen soll, entdeckt (Karsten u. v. Dechen's, Arch. 1840 Bd. XIV S. 188 Anm.) und dann als *Taxites Aykii* beschrieben und abgebildet (ebenda 1841 Bd. XV S. 727—730 und Taf. XVII Fig. 11—13). Unger hat für das Holz alsbald den von Göppert niemals anerkannten richtigen Namen *Taxoxylon* eingeführt (Endlicher, Gen. plant. Suppl. II 1842 p. 28 — Chloris protog. 1847 p. 33 — Endl. Synops. Corif. 1847 p. 308). — Im Laufe von ein paar Jahren wurden alsbald mehrere „Arten“ unterschieden; in der „Monographie der fossilen Coniferen“ 1850 (S. 243—45) z. B. führt Göppert bereits 5 verschiedene „Species“ dieses Holzes auf, die alle von ihm selbst aufgestellt sind. Später wurde von Unger noch ein *Taxoxylon cretaceum* unterschieden (Sitzb. Wien. Acad. 1858 S. 299 Fig. 12—14). Es ist mir nicht bekannt, dass man noch weitere *Taxoxyla*-Arten aufgestellt habe. Dass es mit diesen „Species“ keine andere Bewandtniss habe, als mit den „Arten“ anderer Gattungen fossiler Hölzer, wird nach den Beweisführungen, die ich zuerst in Würzb. Naturw. Zeitschrift Bd. V gab, von Niemand mehr in Zweifel gezogen werden.

In neuerer Zeit haben sich mir aber auch die Zweifel an der Existenzberechtigung der „Gattung“ *Taxoxylon* gemehrt.

Schon in der oben erwähnten Urschrift zu den fossilen Hölzern in Schimper's Paléontologie im Jahre 1868 hatte ich wörtlich folgende Zweifel geäussert:

„Das Kennzeichen der ‚Gattung‘ *Taxoxylon* liegt in den mit gewöhnlich linksläufigen Spiralfasern besetzten getüpfelten Holzzellen, bei dem Mangel aller Harzzellen und -Gänge. — Trotz dieses scheinbar offenkundigen Charaktermerkmals ist die Unterscheidung hieher gehöriger fossiler Hölzer nicht immer leicht, da bei einiger Zerstörung des Holzes die Fasern leicht übersehen oder mit spiraliger Zellhautstreifung verwechselt werden können. Das letztere scheint mir vielleicht häufiger als sich bis jetzt nachweisen lässt, geschehen zu sein; mit Sicherheit habe ich eine solche Verwechslung, bei dem oben unter *Cedroxylon* aufgeführten *Taxoxylon cretaceum* Unger's nachweisen können; auch meinen eignen *Taxites Aykii* (Würzb. Nat. Zeitschr. V S. 197) muss ich hier zurücknehmen, da ich nachträglich an den Jahrelang in Glycerin aufbewahrten Präparaten die angeblichen Spiralfasern theils verschwunden, theils als unzweifelhafte Zellhautstreifungen sehe. Da mir die Schwierigkeiten bei der Unter-

suchung bereits bekannt waren (a. a. O. S. 186), so empfiehlt es sich doppelt. mit der Unterscheidung von Taxiten auf der Hut zu sein." —

Auf diese Erfahrungen hin habe ich zunächst darnach getrachtet, feste Merkmale für spiralige „Fasern" und „Streifung" aufzufinden.

1. Dass sich beiderlei Wandbildungen gewöhnlich durch ihre verschiedene Lichtbrechung, die Fasern durch stärkere Lichtbrechung und gelbliche, die Streifungen durch röthliche Färbung und schwächere Lichtbrechung ziemlich leicht unterscheiden lassen. ist bekannt. Es darf aber nicht ausser Acht gelassen werden, dass z. B. bei verrotteten Braunkohlenhölzern, dass bei verkieselten Hölzern diese Merkmale auch trügerisch zu werden vermögen.

2. Nach meinen Erfahrungen sind beide Bildungen durch den Grad der Steilheit gewöhnlich sehr verschieden. Alle Fasern bei *Taxus, Cephalotaxus, Torreya*, die ich gesehen, erscheinen fast ringfaserartig senkrecht oder wenig geneigt gegen die Zellaxe gerichtet, so wie es auf Taf. III Fig. 4 dargestellt ist. Die spiraligen Streifungen fand ich stets unter mehr spitzem Winkel gegen die Axe der Zellen geneigt. Man vgl. dazu Taf. III Fig. 2.

3. Die Richtung der Spiralen, ob rechts- oder linkswendig, ist, soweit meine Kenntnisse reichen, bei den *Taxaceen*fasern nicht, eher noch bei den Streifungen constant. Bei *Taxus baccata* fand ich, bei Stamm- und Astpräparaten, in zahlreichen Feststellungen das Verhältniss der Links- zur Rechtsläufigkeit ziemlich constant, zwischen 1:2,58 und 1:3,1, liegen. — Unter den zahlreichen spiraligen Streifungen, die ich bei *Pinus Laricio, sylvestris, Strobus, Larix* gesehen, war keine einzige rechts-, alle linkswendig. — Tritt man mit diesen Daten an die Kritik zunächst der in der Literatur vorkommenden Taxoxyla heran, so hält z. B. das bereits oben erwähnte *Taxoxylon cretaceum* nicht Stich; die Zeichnung (a. a. O.) wenigstens gibt absolut Spiralstreifung nach der Steilheit der Richtung wieder; auch die Abbildung des *Taxites ponderosus* von Göppert, Monogr. foss. Conif. Taf. 51 Fig. 2 u. 3 gibt nichts anderes als Spiralstreifung. Dagegen ist die Abbildung von Göppert's älterem *T. scalariformis* (Dechen's Arch. XV. Taf. XVII Fig. 6, 7 u. 13) nur auf wirkliche *Taxus*fasern zu beziehen.

Ich würde es nicht wagen, auf die blossen Bilder hin über diese Hölzer ein absprechendes Urtheil auszusprechen, wenn mir nicht auch andere, und striktere Beweise zu Gebote ständen; nämlich die Nachuntersuchung einzelner Göppert'scher Originale.

Schon früher hatte ich darauf aufmerksam gemacht (Sitzb. Hall. Naturf. Ges.

25. Nov. 1882), dass ein im hiesigen mineral. Cabinet befindlicher, wahrscheinlich von Göppert bestimmter *Taxites ponderosus* nur Spiralstreifung zeigt und kein *Taxoxylon* ist; ferner, dass ich aus dem benachbarten Nietleben, das Göppert als häufigen Fundort von *Taxites Aykii* angibt, nur spiralstreifige *Cupressoxyla* kenne.

Den vollgültigsten Beweis aber dafür, dass Göppert Spiralfasern und -Streifen verwechselt hat, liefert ein mir vorliegendes, eigenhändig von ihm signirtes Original des *Taxites ponderosus* von Pützberg bei Bonn, das der Breslauer Göppert-Sammlung angehört. Dasselbe besitzt nicht eine Spur ächter *Taxus*structur, aber die schönsten Spiralstreifungen, die man sehen kann, und zum Ueberfluss zahlreiche Harzzellen. Es darf gewiss auch als verdächtiges Zeichen hervorgehoben werden, dass in der Diagnose Göppert'scher *Taxoxyla* z. B. in der von *Aykii* und *ponderosum ductus resiniferi simplices,* bei letzterer Art sogar als *frequentes* erwähnt werden, während bei *Taxus* selbst regelmässiges Holzparenchym ganz fehlt.

Alles in Allem genommen, sieht es mit der Existenz wirklicher *Taxaceen*hölzer ziemlich unsicher aus; soll dieselbe auch nicht geradezu geläugnet werden, Nachweis eines über allen Zweifel sicheren Holzes aus der Familie der *Eiben* wäre doch erst noch zu bringen.

2. Spiropitys Göpp.

Diese höchst merkwürdige Gattung gründete Göppert in der Monogr. foss. Conif. 1850 (S. 246—47) auf das Vorkommen spiralig verdickter Markstrahlzellen; auch auf das horizontaler Harzgänge in den Markstrahlen. Es wäre vom grössten Interesse gewesen, diese sonst ganz beispiellose Parenchymzellbildung zu verificiren. Leider ist, wie mir Herr Geheimrath Römer mittheilt, ein Original in Göppert's eigener Sammlung nicht vorhanden; ob sonst irgendwo — muss dahinstehen.

Unter diesen Verhältnissen bleibt nur übrig, an der von Göppert gegebenen Beschreibung und Abbildung Kritik zu üben. Darnach scheint mir aber folgendes sicher:

1. Die in den Fig. 5 und 6 (Taf. 51) gezeichneten Spiralen sehen ganz wie „Streifungen" aus; Göppert selbst bezeichnet sie auch als „Spiralstreifen" *„striae"*, während er sich bei *Taxoxylon* (z. B. S. 243) des Ausdrucks *„fibrae"* bedient. Man hat also hier gar keine Spiralfasern vor sich, demnach auch kein Recht, an ein *Taxaceen*holz zu denken.

2. Dies um so weniger, als auch das Vorkommen von Harzzellen — horizontaler wie verticaler — keineswegs für *Taxaceen*structur spricht.

3. Würde sich herausstellen, dass auch die Markstrahlzellen keine „*fibrae*" (wie sie Göppert hier allerdings bestimmt bezeichnet) haben, und ich halte dies Vorkommen für äusserst problematisch — dann bleibt statt der seltsamen *Spiropitys Zobeliana* wohl kaum ein anderes übrig, als ein gemeines *Cupressoxylon*.

3. Physematopitys Göpp.

Eines der von Göppert in der Monogr. p. 242 und Taf. 49 Fig. 1—3 für Beschreibung und Abbildung dieser Gattung zu Grunde gelegten Holzfragmente ist glücklicher Weise in der Breslauer Sammlung erhalten und es zeigte sich, dass Göppert das Holz in den Formen recht naturgetreu beschrieben. Die eigenthümlich „aufgeblasene" Rundung der Markstrahlzellen im Tangentenschnitt, die grossen und zahlreichen Poren auf den Tangentialwänden derselben, u. s. w. treten gut hervor. — Was ich aber an seinen Bildern vermisse ist 1. Andeutung einer fast faserartigen Ringelung der Holzzellmembranen, einer Ringelung, die aber nicht allen Zellen zukommt. 2. Die Zeichnung von Holzparenchym, denn solches ist zweifellos und durchaus nicht selten vorhanden. Durch letztere Thatsache wird aber die systematische Stellung, die Göppert dem Holze gegeben, in hohem Grade zweifelhaft; *Salisburia* besitzt kein Holzparenchym.

Ich möchte das Holz für kaum etwas Anderes, als ein *Cupressoxylon* und zwar für ein Wurzelholz halten.

Erklärung der Tafeln I. II und III.

Taf. I.

Protopitys Bucheana Göpp.

Fig. 1. Querschnitt, nur das Intercellularnetz erhalten. 1—2reihige Markstrahlen, in diesen Poren und feste harzähnliche Körner. — Vergröss. Seibert III.

Fig. 2. Tangentenschnitt (Seib. I) mit 1—2reihigen Markstrahlen.

Fig. 3. Ein Theil des vorigen vergrössert.

Taf. II.

Protopitys Bucheana.

Fig. 1. Radialschnitt bei schwächerer Vergrösserung (Seib. I), die Markstrahlen mit ihren grossen Poren, besonders aber die Wandbildung der Tracheiden zeigend; diese letztere ist theils porenartig, theils scheinbar treppenförmig.

Fig. 2. Markstrahlzellen mit ihren Poren in verschiedener Zahl.

Taf. III.

Protopitys und *Taxoxylon.*

Fig. 1. Theil einer Tracheide der *Protopitys* (Seib. V), die Treppentüpfel und ihre sich kreuzenden Innenporen zeigend.

Fig. 2. „*Taxites ponderosus*" Göpp. Original desselben aus der Breslauer Sammlung. Von Pützberg bei Bonn stammend. — Die spiraligen Streifungen und die Harzzellen zeigend.

Fig. 3. Ein verkieseltes Holz aus Chemnitz. Von Möller in Wedel als *Taxoxylon Göpperti* ausgegeben. Die scheinbaren Spiralfasern sind nichts anderes als die Grenzen krystallischer Kieselausscheidungen, wie stellenweise völlig klar hervortritt.

Fig. 4 Die Spiralfasertracheiden von *Taxus baccata.* Aus einer lebenden Wurzel genommen.

Ueber

einige niedere Algenpilze (Phycomyceten)

und eine neue Methode

ihre Keime aus dem Wasser zu isoliren.

Von

W. Zopf.

Mit zwei Tafeln.



Einleitung.

Wissenschafter wie Practiker haben vielfach die Aufgabe, zu prüfen, ob ein bestimmtes Wasser irgendwelche niedersten Organismen enthalte, ob es ganz bestimmte Formen derselben beherberge, ob dieselben in einem bestimmten Wasser in geringerer oder grösserer Anzahl vorhanden seien, ob sie gewisse Gewässer bevorzugen oder überall vorkommen und Anderes mehr — Fragen, die sich sowohl der Botaniker, als der Zoologe und der Hygieniker etc. gelegentlich zu stellen haben.

Wenn die in Rede stehenden Organismen in grösseren oder doch characteristischen Formen auftreten, ist die Lösung solcher Fragen nicht mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft, da man durch unmittelbare mikroscopische Untersuchung die morphologischen Charactere und damit die systematische Stellung der betreffenden Lebewesen meist genügend feststellen kann. Ich erinnere nur an Infusorien, Englenen, Beggiatoen, Wasserschimmel, blaugrüne Algen etc.

Allein in vielen Fällen liegen die Verhältnisse minder günstig, dann nämlich, wenn die Formen nicht besondere Characteristica zeigen und sehr vereinzelt auftreten, oder gar wenn es sich darum handelt, die winzigsten Keime niederster Organismen zu isoliren und nachzuweisen, die dem Beobachter unter dem Mikroscop entweder völlig entgehen können oder doch keinen Schluss auf die zugehörige Species gestatten.

In solchen Fällen werden besondere Methoden nöthig, die es ermöglichen, die Keime sicher aufzufangen, festzuhalten und zu solcher Entwickelung zu bringen, dass der Character der Species festgestellt werden kann. Für manche Spaltpilze ist eine solche Methode bereits mit Erfolg in Anwendung gebracht: die Gelatinemethode. Nun giebt es aber eine sehr grosse Reihe anderer Keime in den Gewässern, die theils ebenfalls den Spaltpilzen, und zwar gerade den typischen Wasserspaltpilzen, theils anderen Gruppen: wie Monadinen, Flagellaten,

niederen Algenpilzen (z. B. Chytridiaceen, niederen Saprolegniaceen), den ächten Pilzen und anderen zugehören.

Hier giebt die Gelatinemethode kein Resultat, und eine andere passende Methode fehlte bisher.

Mehrfache Bemühungen meinerseits, diese Lücke auszufüllen, haben nun zwar nicht den ganzen Erfolg gehabt, den ich ihnen wünschen mochte, doch führten sie wenigstens zur Ermittelung einer einfachen Methode, durch welche es gelang, die Keime einiger Chytridiaceen, Saprolegnieen und Monadinen aus verschiedenen Gewässern zu isoliren und bis zur vollen Entwickelung, d. h. zur Fructification zu bringen.

Diese Methode besteht darin, dass man die Keime vermittelst isolirter Pflanzenzellen, wie Pollenkörner, Farnsporen, Pilzsporen etc., die man einfach dem betreffenden Wasser aufsät, einfängt und sich dieselben weiter entwickeln lässt bis zur Fructification.

Während eine Bestimmung einzeln im Wasser suspendirter Keime (Schwärmsporen, Amoebenzustände) gerade solcher Organismen, wie jeder Kundige zugeben muss, zu den Unmöglichkeiten gehört, lassen sich die durch derartige Züchtung erhaltenen fertigen Zustände nach ihrer systematischen Stellung mit Sicherheit beurtheilen.

Auf dem genannten Wege ist es mir z. B. gelungen, aus dem die Kloaken Halle's aufnehmenden Saalearm, der nach meinen Erfahrungen ziemlich reich an niedereren Organismen ist, und ebenso aus beliebigen stehenden oder fliessenden Gewässern der Umgegend von Halle und Hettstedt eine Reihe von niederen Phycomyceten und Monadinen zu isoliren; so z. B. ein neues *Lagenidium*, zwei *Rhizophidien* (darunter ein neues), einige *Olpidien*, eine *Vampyrellee* und mehrere andere, wie es scheint ebenfalls Monadinen-artige Organismen.

Als Fangmaterialien lassen sich Pollenkörner sowohl von Angiospermen (Monocotylen und Dicotylen) als auch ganz speciell von Coniferen verwerthen, am Besten (und für einige Objecte wie es scheint ausschliesslich) im lebenden Zustande.*) Auch Farnsporen und Pilzsporen**) können als Fangapparate dienen. Sehr geeignet sind besonders die Blüthenstäubchen der Coniferen, einmal, weil sie sich leicht in grossen Massen gewinnen lassen, andrerseits, weil man sie unbeschadet

*) In todten Pollenkörnern von *Pinus* hat Braun zuerst Chytridien beobachtet.

**) Z. B. von *Cephalothecium roseum*.

ihrer Lebensfähigkeit lange Zeit aufbewahren kann, was übrigens auch für viele Angiospermen-Pollen gilt. Dass die Keime der eingefangenen niederen Organismen wirklich aus dem Wasser stammen und nicht etwa, wie einer oder der andere Leser vermuthen könnte, den Fangzellen ursprünglich anhafteten, kann man leicht dadurch beweisen, dass sich in den letzteren, wenn sie auf sterilisirtes, destillirtes Wasser gesät werden, nichts von jenen Organismen entwickelt (es müssten denn Spaltpilze sein, für welche die Methode ohnehin nicht in Anwendung gebracht werden soll).

Da, wie ich auf Grund dreijähriger Erfahrung behaupten darf, einige der genannten Organismen, wie *Lagenidium pygmaeum, Rhizophidium pollinis* (A. Braun), *Olpidium luxurians* Tomaschek, auf dem erwähnten Wege (speciell mittelst der Pollenmethode) mit ich möchte sagen unfehlbarer Sicherheit isolirt werden können, so ist zugleich die Möglichkeit gegeben zu einer genaueren Feststellung der geographischen Verbreitung solcher Objecte.

Bei der Anstellung der Isolirungsversuche ist es angezeigt, nicht zu kleine Quantitäten des zu untersuchenden Wassers zu entnehmen (am Besten 1 Liter und mehr; doch geben häufig schon geringe Mengen schöne Resultate), dasselbe womöglich nicht im geschlossenen Gefäss zu transportiren, damit nicht etwa Keime durch Luftmangel sterben, und möglichst bald nach der Entnahme in flache sterilisirte Krystallisirschalen zu füllen. Hierauf besäet man die Oberfläche des Wassers mit den Fangzellen und schliesst das Culturgefäss durch einen Deckel.

Bei einigen der im Wasser vorkommenden niederen Organismen (Phycomyceten) zeigen die Keime (Zoosporen) die Eigenthümlichkeit, dass sie sofort oder doch bald nach der Aufsaat von Pollenzellen nach diesen hinwandern, sich an die Membran derselben ansetzen, abrunden und nun in das Innere eindringen. Diese Thatsache, die durch directe Beobachtung leicht festgestellt werden kann, beruht wahrscheinlich darauf, dass in den Pollenzellen Stoffe vorhanden sind, welche auf die im Wasser suspendirten Keime solcher niederen Phycomyceten einen anlockenden Reiz ausüben, der sie veranlasst, auf die Pollenkörner zuzusteuern und sich an ihnen festzusetzen. Dass chemische Reize in der That auf die Bewegungen mobiler Zellen einen richtenden Einfluss ausüben können, ist ja neuerdings durch Pfeffer's wichtige Untersuchungen*) hinlänglich begründet worden.

Unter günstigen Verhältnissen (beispielsweise im warmen Hochsommer) erlangt man oft schon 15—30 Stunden nach der Pollen-Aufsaat entwickelte (Sporangien-

*) Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuchungen aus dem botan. Institut Tübingen. Bd. I Heft 3. 1884.

tragende) Pflänzchen, und auch hieraus geht das schnelle Befallenwerden der Pollen hervor.

Die Pollenmethode dürfte sich endlich auch empfehlen, wenn es darauf ankommt, sich *Chytridiaceen*, speciell das wohl überall in Gewässern vorkommende *Rhizophidium pollinis* (A. Braun) zu Zwecken der Demonstration im Colleg oder in den mikroscopischen Kursen zu gewünschter Zeit zu verschaffen, zumal man sonst oft nur durch Zufall in den Besitz solcher Pilze gelangt. Ich selbst habe mir in den letzten drei Jahren *Rh. pollinis* und *Lagenidium pygmaeum* aus der Saale zu beliebiger Zeit zum Studium oder zur Demonstration heranzüchten können.

Im Folgenden gebe ich nun eine Darlegung der Entwickelungsgeschichte einiger der Organismen, welche mittelst der besprochenen Methode erzogen wurden, und zwar einer *Lagenidiee* (*Lagenidium pygmaeum* nov. spec.) und zweier *Rhizidiaceen* (*Rhizophidium pollinis* A. Braun und *Rh. Sphaerotheca* nov. spec.) und schliesse daran eine kurze Characteristik zweier anderer *Rhizidiaceen*, des *Rhizophidium Cyclotellae* nov. spec. und *Rhizophyton Sciadii* nov. spec. Das Ganze stellt eine kleine Fortsetzung meiner früheren Arbeit*) dar, der noch eine zweite und schliesslich die versprochene „Vergleichende Morphologie und Biologie der Chytridiaceen" folgen werden.

---

1. Rhizophidium pollinis (A. Braun).

Hierzu Taf. I. Fig. 1—20.

Von dem Begründer der Gruppe der *Chytridien*-artigen Gewächse, A. Braun, ist angenommen worden, dass gewisse Repräsentanten derselben, wie z. B. sein *Chytridium pollinis Pini, Ch. globosum, apiculatum* u. A. zu ihren Wirthen in rein epiphytischen Beziehungen ständen**), indem sie, anstatt mittelst besonderer Organe ins Innere einzudringen, denselben nur äusserlich aufsässen, aber trotzdem von ihnen ernährt würden.

*) Zur Kenntniss der Phycomyceten. I. Zur Morphologie und Biologie der Ancylisteen und Chytridiaceen. Nova Acta Leop. Bd. 47. Halle 1884.

**) Ueber *Chytridium*, eine Gattung einzelliger Schmarotzergewächse. Abhandlungen der Berliner Akademie 1855.

Ein solcher reiner Epiphytismus wäre nun zwar von vornherein nicht undenkbar, denn ich selbst habe vor 12 Jahren in einer Sitzung des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg (1874) im physiologischen Institut zu Berlin ausgeführte Untersuchungen und Zeichnungen von einer *Melanospora* (*Didymariae* m.*) vorgelegt, aus welchen hervorgeht, dass deren Hyphen epiphytisch auf den Paraphysen einer *Humaria* leben, und in allerjüngster Zeit ist seitens Kihlmann's**) Aehnliches für eine andere *Melanospora* festgestellt worden (*M. parasitica*); allein bei solchen Chytridiaceen stösst eine Deutung, wie die obige, doch auf gewisse Schwierigkeiten, da man nicht einsieht, wie eine parasitische Zelle, die in Folge ihrer Form die Wirthszelle nur an einem einzigen Punkte berühren kann, sonst aber keinerlei Haftorgan besitzt und auch nicht mit ihr verwächst, ihre Nahrung aus einem mit relativ dicker, oft stark cuticularisirter Wandung versehenen Wirthe entnehmen soll.

Von dieser Erwägung ausgehend wird man Untersuchungen über das nähere Verhalten solcher „Epiphyten" als wünschenswerth bezeichnen müssen.

Ich habe bereits früher Untersuchungen in diesem Sinne vorgenommen und bin dabei zu dem Resultate gekommen, dass einige Chytridiaceen, die man bei oberflächlicher Prüfung für ächte Epiphyten halten könnte, resp. thatsächlich gehalten hat, bei Anwendung besonderer Präparationsmethoden und eingehenderer entwickelungsgeschichtlicher Beobachtung deutlich-endophytische Beziehungen zu ihren Ernährern erkennen lassen.

Dahin gehören unter anderen das *Chytridium apiculatum* und das *Chytridium globosum* A. Braun's, welche nach meinen Darlegungen als endomyceliale (*Rhizidium*-artige) *Chytridiaceen* aufzufassen sind.***)

Es war hiernach zu vermuthen, dass auch *Chytridium pollinis Pini* A. Br. ausser seiner extramatikalen Zelle noch eine zweite, intramatikale Zelle in Form eines Mycels bilden möchte, und ich habe diesen Gesichtspunkt bei der Untersuchung besonders im Auge behalten. Die entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen wurden zumeist gemacht an Material, das ich mittelst lebender Pollen von *Pinus*-Arten (*P. silvestris, Laricio, austriaca, Pinaster* und *Pallasiana*) einfing.

Zu Anfang gelangen in den Culturen stets nur die bisher allein bekannten Zoosporangien-Pflänzchen (Fig. 1) zur Entwickelung; zunächst findet man an

*) Vergl. Winter, G. Die Pilze (in Rabenhorst's Kryptogamenflora) Abth. II. p. 95.

**) Zur Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten (Acta. Soc. Scient. Fenniae. tom. XIII 1883. Helsingfors).

***) L. c.

jeder Pollenzelle nur einige wenige (etwa 1—4), später eine grössere Anzahl, bis zu 12 und selbst (in selteneren Fällen) noch mehr.

Die Sporangien zeigen in den grösseren Formen exact-kugelige, bisweilen auch stumpfeckig-kugelige, in den kleineren schwach apiculirte oder kurz-eiförmige Gestalt (Fig. 1—3. 9. 15. 16.). Sie stehen bald in Gruppen beisammen (Fig. 11. 15.) bald finden sie sich in ziemlich gleichmässiger Weise über die ganze Oberfläche des Pollenkorns vertheilt, oft in so dichter Stellung, dass sie das Letztere förmlich verdecken. Wie bei anderen *Chytridiaceen* schwanken die Grössenverhältnisse nicht unbeträchtlich. Denn während die stattlichsten Exemplare einen Durchmesser von etwa 36 mikr. oder noch etwas darüber erlangen, sinkt dieser bei den kleinsten Behältern bis auf etwa 8 mikr., unter Umständen auch noch tiefer herab.

Die in den Sporangien entstehenden Schwärmer gehören zu den kleineren *Chytridiaceen*-Schwärmern (Durchmesser 4—6 mikr*). Von kugeliger Form, sind sie ausgestattet mit einem stark lichtbrechenden rundlichen Körperchen (dem fettreichen Kern), einem daneben liegenden schwächer lichtbrechenden Plasmaklümpchen und einer relativ langen Cilie (Fig. 2. 7). Eine Zwischensubstanz, wie sie bei anderen *Chytridiaceen* constatirt wurde, ist nicht vorhanden, da das gesammte Plasma des Sporangiums für die Sporenbildung aufgebraucht wird.

Während in den stattlichsten Sporangien-Exemplaren nach ohngefährer Schätzung an 100—150 Zoosporen erzeugt werden, reducirt sich in sehr kleinen Behältern die Zahl auf etwa ein Dutzend.

Für die Entleerung sind an der relativ dicken, übrigens deutliche Cellulose-Reaction zeigenden Haut der Sporangien besondere Einrichtungen vorhanden, die von Braun übersehen wurden. Es entstehen nämlich in der Sporangienmembran engumschriebene kreisförmige Tüpfel von etwa 4—7 mikr. im Durchmesser. An den kleinsten der Behälter sind sie in der Einzahl und in terminaler Stellung vorhanden, an den mittelgrossen zu 2—3, an den grössten Formen zu 3—4 (Fig. 2. 3. 9. 16). In letzteren Fällen stehen sie in meist gleichweiten Abständen von einander. Zur Zeit der Reife nun stülpt sich die Membran des Tüpfels etwas nach aussen und quillt dergestalt

---

*) Schröter in: Kryptogamenflora von Schlesien, Abtheilung Pilze giebt an, dass die Zoosporen von *Rh. pollinis Pini* (unter Phlyctidium pollinis Pini A. Braun) nur 2,5 mikr. Durchmesser haben. Ist diese Messung richtig, so muss ich behaupten, dass S. eine andere Species vor sich gehabt hat, vielleicht mein *Rhizophidium Sphaerotheca*, das dem *Rh. pollinis* täuschend ähnlich ist, aber nur 2,5—3 mikr. messende Schwärmer besitzt, während die von *Rh. pollinis* ohngefähr das Doppelte dieser Grösse erreichen.

auf, dass sie einen knopfförmigen oder kurz-säulchenartigen Gallertpfropf darstellt (Fig. 1. 4.). Durch schliessliches vollständiges Verquellen desselben im Wasser entsteht je ein 5—8 mikr. weites Loch, durch welches die Zoosporen sofort ausschwärmen.

So lange das Sporangium noch von Inhalt erfüllt ist, kann man die Tüpfel und Gallertpapillen leicht übersehen (und hieraus erklärt sich die Angabe Braun's und Schröter's, nach welcher nur eine Mündung vorhanden sein soll); nach der Entleerung aber oder nach Behandlung mit färbenden Reagentien (Jod, Anilinfarben) lassen sich die in Rede stehenden Verhältnisse leicht beurtheilen.

Frei geworden, jagen die Schwärmer mit rapider Schnelligkeit im Wasser umher, wobei sie die Cilie nachschleppen. Genauer beobachtet äussert sich die Schwärmthätigkeit in der Weise, dass sie erst eine kurze Strecke in mehr oder minder gerader Richtung vorwärts schiessen, um plötzlich Halt zu machen, dann eine kurze Strecke nach einer anderen Richtung hinjagen, um wiederum plötzlich anzuhalten u. s. f. Die Schwärmbahn beschreibt demnach eine Zickzacklinie mit meist spitzen Winkeln. Doch können die Schwärmer auch ziemlich weite Strecken in mehr oder minder gerader Richtung durchmessen, ohne irgendwo Station zu machen. In Fig. 8 habe ich die Schwärmbahn einer Zoospore von A in der Richtung des Pfeiles bis zu Z gehend) graphisch dargestellt und zwar möglichst im Anschluss an eine bestimmte Beobachtung. Die Punkte bezeichnen die Haltestellen.

Vor einigen Jahren theilte Fisch die interessante Thatsache mit*), dass bei einer *Rhizidiaceen*artigen Chytridiee, welche eine *Mesocarpus*-Art bewohnt, Schwärmer gebildet werden, welche „sich zu zwei mit den cilientragenden Polen nähern und nach kurzer Zeit völlig mit einander verschmelzen."

Durch diese Beobachtung Fisch's angeregt, habe ich mich nun bemüht, an dem mir so reich zu Gebote stehenden Material von *Rhizophidium Pollinis Pini* etwas Aehnliches zu beobachten; das Resultat fiel indessen, sowohl bei in Rede stehender Species, als bei den nachher zu beschreibenden Arten völlig negativ aus. Die Schwärmer drangen immer in die Wirthszellen ein, ohne vorher copulirt zu haben. Wahrscheinlich kommt jene Erscheinung nur vereinzelt bei den *Rhizidiaceen* vor. Gegen Sauerstoffabschluss zeigen sich die Zoosporen so empfindlich, dass sie alsbald zur Ruhe kommen und vollständig zerfliessen.

Betrachtet man die Schwärmer bei starker Vergrösserung näher, so bemerkt

*) Sitzungsberichte der phys. med. Societät zu Erlangen, Juni 1884: Ueber zwei neue Chytridiaceen.

man in ihrem Hyaloplasma zwei grössere Körper. Der eine ist sphärisch, von excentrischer Lage, stark lichtbrechend und fettreich; er stellt wohl einen fettreichen Kern dar; der andere, diesem zur Seite liegend, bildet ein nicht so stark lichtbrechendes Plasmaklümpchen, das sich mit Färbungsreagentien (z. B. Gentianaviolett) deutlich färben lässt (Fig. 7). Mir schien es, als ob von diesen Plasmaklümpchen die Cilie ihren Ursprung nimmt.

In welcher Weise die Schwärmer die Pollenzellen befallen, lässt sich sicher feststellen, wenn man in einen hängenden Tropfen, der reife Sporangien enthält, frische Pinuspollen einsät. Die Schwärmer jagen erst längere Zeit umher, setzen sich aber nach ein oder wenigen Stunden an die Membran der Pollenzellen (fast niemals an die sogenannten Luftsäcke) an und dringen nun (nachdem sie die Cilie eingezogen) mittelst eines sehr feinen Keimschlauchs durch dieselbe in den Inhalt des Pollenkorns hinein. Schon nach etwa 10 Stunden sieht man an diesem Keimschlauch die ersten Seitenzweige in monopodialer Folge entwickelt (Fig. 10. 11), die sich dann noch vermehren und ihrerseits verästeln, um schliesslich ein reich gegliedertes, sehr feinfädiges Mycelsystem zu bilden (Fig. 1—3. 9. 12. 14. 18).

Die von dem Mycel aus dem Wirthszellinhalt aufgenommene Nahrung wird der ehemaligen, ausserhalb der Pollenhaut befindlichen Schwärmsporenzelle zugeführt, und diese wächst infolgedessen zu einem grossen, rundlichen Körper, dem bereits betrachteten Sporangium heran (Fig. 11—14. 15. 1.) Von näheren hierbei stattfindenden Vorgängen ist hervorzuheben, dass der als fettreicher Kern der ursprünglichen Schwärmspore bezeichnete Theil etwas an Volumen zunimmt und dass dann neben ihm andere, ebenfalls runde, stark lichtbrechende Körper auftreten (Fig. 11), deren Zahl sich beständig vermehrt, bis schliesslich nur die dem freien Pole entsprechende Inhaltspartie des jungen Sporangiums frei von ihnen ist (Fig. 12. 14.). Endlich erscheint der ganze Behälter gleichmässig von stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt, um die sich dann das übrige Plasma zur Schwärmsporenbildung ansammelt.

Braun's Darstellung der Entwickelungsgeschichte weicht von der meinigen in 2 wesentlichen Punkten ab. Einerseits hat er die Existenz eines Mycels übersehen, andererseits sind die Zustände, die er als Jugendformen des Sporangiums ansieht, in den Entwickelungsgang der weiter unten zu characterisirenden Dauersporenpflänzchen gehörig, wie sich auch aus seinen Figuren und der zugehörigen Erklärung ergiebt.

Anfangs gewann auch ich den Eindruck, als ob der Pilz nur eine extramatrikale Zelle, nicht aber ein intramatrikales Organ bilde. In dem durch dichte

Lagerung seiner Körnchen getrübten, von den anliegenden Luftsäcken beschatteten und von der relativ dicken, überdies durch aufgelagerte Körnchen gebräunten Membran umgebenen Inhalt der Pollenzelle liess sich nämlich auf blossem optischen Wege nichts von einem solchen Organ nachweisen: nur an vereinzelten, minder undurchsichtigen Pollenzellen schien eine Andeutung eines rudimentären Mycels vorhanden zu sein; doch konnte keine volle Sicherheit gewonnen werden. Ich nahm daher darauf Bedacht, Inhalt und Membran der befallenen Pollenzelle möglichst durchsichtig zu machen und Färbungsmethoden anzuwenden. Schwaches Aufkochen in verdünntem Glycerin und darauf folgende Färbung mit Bismarkbraun in verdünntem Glycerin gelöst, führte zu gutem Ergebniss. Man konnte mit voller Klarheit sehen, wie von der Basis des extramatrikalen Sporangiums aus ein die Pollenhaut durchsetzender Mycelfaden ausging, der sich im Innern nach dem monopodialen Typus mehrfach verzweigte und verästelte. Dicht unterhalb des Sporangiums erschien er am dicksten, um weiter nach dem Innern der Pollenzelle zu feiner und zarter zu werden. Später habe ich mich einfacherer Verfahren bedient. Wenn man nämlich nach etwa 1 stündiger Behandlung mit Aetzkali oder nach kurzer Behandlung mit etwa 6 % Chromsäure durch flüchtigen starken Druck auf das Deckglas eine Quetschung der Pollenkörner bewirkt, so wird die cuticularisirte Aussenhaut derselben gesprengt und die farblose Cellulose-Innenhaut sammt den Mycelien ganz herausgedrängt. Man kann jetzt die myceli̇alen Systeme in ihrer ganzen Ausdehnung verfolgen, die feinsten Endästchen zur Anschauung bringen (Fig. 9) und sich überdies von der relativ sehr reichen und dichten, fast strauchartig zu nennenden Verästelung des mycelialen Organs überzeugen. Schliesslich habe ich mich, die Reagentien ganz beiseite lassend, mit gutem Erfolg bloss der Quetschung bedient, um die Mycelsysteme deutlich zu machen. Dass bei diesem Verfahren die Sporangien häufig vom Mycel abgetrennt werden, ist selbstverständlich. Es bleiben aber Objecte genug, an denen die Continuität beider Organe zu sehen ist. Somit steht fest, dass das *Chytridium pollinis Pini* weder ein ächter Epiphyt ist, noch auch, wie Schröter (l. c.) neuerdings angiebt, *Phlyctidium*artigen Character, also ein nur einfach-fädiges Haustorium besitzt.*)

Es lassen sich von dem Pilze Reinculturen herstellen in folgender Weise: Mittelst einer flachen Nadel bringt man einige befallene Stäubchen in einen hängenden

*) Schröter sagt übrigens in der Diagnose: „Haustorium nicht oder nur undeutlich wahrnehmbar.“ Wahrscheinlich hat er, wie ich bereits oben hervorhob, eine ganz andere Species vor sich gehabt.

Tropfen des Deckglases, mustert ein jedes derselben in Rücksicht darauf, ob es wirklich nur den in Rede stehenden Parasiten besitzt (was mit völliger Sicherheit möglich ist), lässt, wenn jenes der Fall war, ein reifes Sporangium seine Schwärmer entleeren und bringt nun mittelst einer flachen Nadel einen Theil des Tröpfchens und damit zahlreiche Schwärmer des Pilzes in ein sterilisirtes Schälchen mit ausgekochtem, destillirten Wasser, auf das man frische Pollenkörner sät.

In einer solchen Cultur erhält man zunächst wieder Sporangienpflänzchen. Nach etwa 8—14 Tagen aber, bisweilen schon früher, treten dann auch Dauersporen bildende Individuen auf, deren Zahl in den nächsten Wochen allmählich grösser wird, ohne dass die Sporangien bildenden Individuen gänzlich zurücktreten.

Die Entwickelung der Dauersporenpflänzchen stimmt mit der der Sporangien bildenden Pflänzchen zunächst vollkommen überein. Denn dort wie hier sendet die Schwärmspore einen feinen Keimschlauch durch die Membran ins Innere der Pollenzelle hinein, der sich alsbald zum feinen, reich verästelten Mycel verzweigt. Dort wie hier entwickelt sich die Schwärmzelle unmittelbar zum extramatrikalen fructificativen Organ.

Das Mycel der Dauersporenpflänzchen kann in den meisten Fällen ebenfalls nur mittelst besonderer Präparation (s. oben) nachgewiesen werden.

Die aus der Schwärmzelle sich entwickelnde Dauerspore stellt im fertigen Zustande eine vollkommen oder etwas niedergedrückt-kugelige Zelle dar, welche mit einer relativ dicken, zweischichtigen, sculptur- und farblosen, dabei Cellulosereaction zeigenden Membran und einer grossen, das Lumen fast ausfüllenden kugeligen Masse von stark lichtbrechendem (den Kern verdeckenden), durch Osmiumsäure braun werdenden, also fettreichen Reserveplasma versehen ist. (Fig. 17. 18).

Im Allgemeinen erreichen die Dauersporen im Vergleich zu den Sporangien geringere Grösse, denn sie halten im Diameter nur etwa 9—20 mikr. (während die Sporangien einen Durchmesser von 36 mikr. erlangen können).

Die Dauersporenpflänzchen waren bisher unbekannt. Braun hat sie zwar, wie ich nach seinen Abbildungen und Figurenerklärungen behaupten darf, sicher gesehen, aber nicht ihrem wahren, morphologischen Werthe nach erkannt: er hielt sie, wie bereits erwähnt, für blosse Entwickelungsstadien der Sporangien.

Was nun die Biologie des Pilzes betrifft, so verhält er sich frischen, lebenden Pollenkörnern der Pinusarten gegenüber entschieden als Parasit und ist in dieser Beziehung mit seinen Verwandten in Parallele zu stellen. Seine parasitische Wirkung macht sich darin geltend, dass zunächst der Primordialschlauch der Pollenzelle con-

trahirt und dann der plasmatische Inhalt, einschliesslich des Kerns sowie auch der Stärkekörner, allmählich aufgezehrt wird. Der Pilz bildet aber nicht nur ein diastatisches, die Stärke lösendes, sondern auch, da er mit Leichtigkeit die cuticularisirte Aussenhaut, sowie die innere Celluloschaut des Pollenkorns durchbohrt, ein Cutin und Cellulose lösendes Ferment.

Andererseits aber besitzt er die Fähigkeit zu saprophytischer Lebensweise. Es geht dies sowohl daraus hervor, dass Pollenzellen, welche bereits von ein oder mehreren Individuen des Schmarotzers befallen und ihres Inhalts zum grossen Theil beraubt sind, nachträglich noch von anderen Individuen occupirt werden, als auch aus der Thatsache, dass todte Pollenkörner, wenn ich sie in Saalewasser warf, nach einiger Zeit ebenfalls mit dieser *Chytridiacee* besetzt waren.

Die Keime des Pilzes müssen nach dem Gesagten im Wasser vorhanden sein. Aber nicht bloss in fliessenden, sondern auch in stehenden Gewässern. Denn als ich aus Teichen bei Halle und bei Hettstedt (Prov. Sachsen) entnommenes Wasser mit Pollenkörnern von *Pinus silvestris* besäete, fand sich der Pilz nach drei Tagen ebenfalls in denselben vor. Schon Braun giebt an, dass todte Pinuspollen aus den Grunewald-Seen bei Berlin das *Chytridium pollinis Pini* enthielten, was ich selbst bestätigen kann. Schenk fand ins Wasser gefallene Pinuspollen bei Würzburg gleichfalls mit dem Pilze besetzt.*) In Scandinavien hat ihn Lagerheim gefunden.

Die Keime müssen ferner im Wasser relativ zahlreich vorhanden sein. Denn schon durch so geringe Quantitäten, wie ich sie gewöhlich zu den Culturen verwendete (ca. 50 — 100 Gramm), wurden stets unfehlbar eine ganze Anzahl von Pollenkörnern inficirt, mochte das Wasser nun einem Flusse oder Teiche, See oder Sumpfe entnommen sein.

Die Keime sind endlich zu verschiedenen Jahreszeiten, nämlich nach meinen Experimenten vom Frühjahr bis in den Herbst hinein im Wasser enthalten, also nicht etwa bloss zur Zeit der *Pinus*-Blüthe.

Sie sind ferner in Gewässern zu finden, in deren Umgebung gar keine Kiefern zu finden sind.

Hiernach wird man das eigentliche, gewöhnliche Substrat des Pilzes nicht in den Pinuspollen zu suchen haben, sondern in anderen pflanzlichen, vielleicht selbst thierischen Zellen, welche im Wasser vorhanden sind. (Dass er frei im

*) Die Schröter'sche Angabe l. c., dass der Pilz in Schlesien vorkomme, muss ich auf Grund obiger Angaben für unsicher halten.

Wasser lebe, ist wohl kaum denkbar.) Die so nahe liegende Frage, ob nicht vielleicht beliebige, ins Wasser geworfene lebende Pflanzenzellen von dem Pilze inficirt werden möchten, habe ich zunächst in der Weise geprüft, dass ich frische Pollenzellen von Pflanzen aus den verschiedensten Angiospermen-Familien zur Einsaat verwandte.

Am 1. Sept. 1886 zahlreiche Pollenkörner von *Phlox* eingesäet in eine mit dem Pilze reich versehene Pollenkultur. Schon nach 20 Stunden sämmtliche Pollen inficirt, meistens durch mehrere Individuen, welche theils Sporangien tragen, theils Dauersporen zu bilden im Begriff sind. Die Sporangien sind bereits vollständig ausgebildet, zum grossen Theil bereits entleert. (Die üppige und schnelle Entwickelung innerhalb der genannten kurzen Frist hing wohl mit der hohen Temperatur zusammen, die an dem Culturtage herrschte.)

Am 27. August 1886 zahlreiche Pollenkörner von *Tropaeolum majus* in die Pinusculturen eingesät. Nach 3 Tagen untersucht. Sämmtliche Pollen reich behaftet mit dem Parasiten, der theils in reifen oder bereits entleerten Sporangien, theils in bereits anscheinend reife Dauersporen tragenden Individuen vorhanden ist.

Am 3. Sept. 1886 mit Pollenkörnern von *Helianthus annuus* angestellte Cultur (ebenfalls in Pinusculturen eingesäet). Nach 4 Tagen untersucht. Der Parasit ist in vielen Körnern vorhanden, die meisten Sporangien schon entleert.

Ein ebenso leichtes Eindringen, gefolgt von schneller Entwickelung findet in Pollen von *Populus nigra*, den man sich leicht durch Sammeln der abgefallenen Kätzchen in grösseren Mengen verschaffen kann, ferner von *Amaryllis formosissima* und zahlreichen andern Dicotylen und Monocotylen statt.

Versuche ähnlicher Art habe ich mit lebenden Sporen eines Mycetozoums (*Trichia*) und todtem *Semen Lycopodii* angestellt, indessen mit negativem Erfolg.

Die Entwickelung von der Zoospore aus bis wieder zur Zoospore geht relativ schnell vor sich. In Pollen von *Pinus* und Angiospermen findet man, wie schon gesagt, im Sommer schon 20 Stunden nach der Einsaat den Parasiten mit reifen z. Th. sogar bereits entleerten Sporangien vor!

Der Pilz hat offenbar ein gewisses Sauerstoffbedürfniss, denn er kommt nur dann zu üppiger Entwickelung, wenn die Blüthenstäubchen auf der Oberfläche des Wassers schwimmen.

2. Rhizophyton Sciadii nov. spec.

Taf. II. Fig. 23—32.

Sciadium arbuscula A. Braun*) scheint eine in der Flora von Halle nicht seltene Erscheinung zu sein. Ich habe das zierliche Pflänzchen wiederholt in Süsswasserbecken der Umgegend angetroffen und auch in einer Salzlache am salzigen See bei Röblingen aufgefunden.

Sowohl in den Süsswasser- als in den Salzwasserculturen fand sich ein winziger Parasit ein, der die Alge in dem Maasse befiel, dass im Laufe von mehreren Monaten die meisten Individuen abgetödtet wurden. Er stellt gleichfalls eine bisher unbekannte *Rhizidiacee* dar. Bau und Entwickelung der Schwärmsporen bildenden Generation bieten indessen im Vergleich zu den früher (l. c.) von mir beschriebenen Rhizidiaceen, keine besonderen Eigenthümlichkeiten, sodass eine ganz kurze Characteristik ausreicht. Die relativ kleinen, nur 2,3—4 mikr. im grössten Durchmesser haltenden, mit einem relativ grossen, 1—1,33 mikr. messenden, stark lichtbrechenden Kern und feiner Cilie versehenen Zoosporen (Taf. II, Fig. 30) setzen sich an beliebiger Stelle der Sciadiumschläuche, mögen diese nun isolirt auftreten (Fig. 24—28), oder in doldenartiger Anordnung an der Mündung eines entleerten Mutterschlauches angeheftet sein (Fig. 23), an, ziehen ihre Cilie ein und dringen, meist nachdem sie sich an der Wirthsmembran etwas abgeplattet, mittelst eines feinen Keimschlauches durch diese ein. Hierauf entwickelt sich der Keimschlauch in dem grünen Inhalt zu einem verzweigten Mycel, das sich auf geringere oder grössere Länge ausdehnt. Von diesem ernährt, schwillt die ursprüngliche Schwärmzelle zum jungen Sporangium auf, das entweder kugelige oder an der Basis etwas abgeplattete Form annimmt (Fig. 24—26). Der von Anfang vorhandene fettreiche Kern wird dabei grösser, und neben ihm treten sehr bald kleinere fettartige (?) Tröpfchen auf (Fig. 24. 26), die in dem Maasse, als das junge Sgorangium sich vergrössert, an Zahl und Volumen zunehmen (Fig. 25. 27). Schliesslich vertheilen sich die fettartigen Massen zu kleinen Körnchen (Fig. 28). Unterdess hat das Sporangium einen deutlichen, meist breiten und stumpfen Apiculus erhalten und erscheint jetzt birnförmig (Fig. 27. 28). Beobachtet man ein solches Stadium continuirlich, so findet man dasselbe nach Verlauf von etwa 1—2 Stunden mit zahlreichen grösseren glänzenden Körperchen durchsetzt, welche Kerne darstellen, um die sich dann die Zoosporen bilden (Fig. 29). Dieselben werden frei, indem die terminale, dem Apiculus entsprechende, unverdickte Stelle infolge von Vergallertung

*) Algarum unicellularium genera nova vel minus cognita. Lipsiae 1854. p. 49.

sich öffnet. Beim Ausschlüpfen wie beim Schwärmen schleppen die kugeligen oder ellipsoidischen Zoosporen ihre sehr feine Cilie nach. Die Schwärmerzahl beläuft sich in den grössten, 20 mikr. in der Höhe, 17 in der Dicke messenden Sporangien auf etwa 80—100; in den kleinsten sind nur wenige Zoosporen enthalten.

Während die Ausbildung des Sporangiums stattfindet, werden Plasma und Kerne der *Sciadium*-Schläuche aufgezehrt, die Chromatophoren zerstört und in gelbbraune bis schmutzig-rothbraune Klümpchen oder Körner umgewandelt (Fig. 23. 28. 31). Wenn man diese entfärbt, was mittelst verdünnter Chromsäure geschieht, und dann ein starkes System (am besten homogene Immersion) verwendet, so lässt sich das überaus feine Mycel, von dem man vorher nichts oder nur geringe Fragmente wahrnimmt, in seiner ganzen Ausdehnung und mit allen, auch den feinsten Verzweigungen nachweisen, besonders nach vorausgegangener Tinction mit Anilinfarben. In Fig. 32 habe ich ein solches vollständiges System, was den Schlauch auf eine ziemlich weite Strecke durchzieht, dargestellt. Grössere *Sciadium*-Schläuche zeigten sich nicht selten von 5—8, kleinere meist nur von 1—2 Parasiten befallen. Von den an der Spitze eines entleerten Mutterschlauches meist doldenartig vereinigten *Sciadium*-Individuen wird nicht selten ein erheblicher Procentsatz befallen. So sieht man in Fig. 23 von den 12 Pflänzchen der Colonie 6 durch den Parasiten vernichtet. Trotz halbjähriger Cultur sind Dauersporenpflänzchen nicht erzielt worden. Ich stelle den Pilz mit anderen bisher unter Rhizidium stehenden Pilzen in die Gattung *Rhizophyton*, die sich durch extramatricale Sporangien mit nur einer einzigen terminalen Mündung und ein deutlich verzweigtes Mycel auszeichnet.

3. **Rhizophidium Sphaerotheca** nov. spec.

Taf. II, Fig. 33—41.

In einer Massen-Aufsammlung von Mikrosporen zweier *Isoetes*-Arten (*I. lacustris* und *echinospora*), die mit Wasser aus der Saale übergossen war, entwickelte sich massenhaft eine kleine *Rhizidiaceε*, welche mir anfangs mit *Rhizophidium pollinis* (A. Braun) identisch zu sein schien, später aber sich als specifisch selbständig erwies.

Sie tödtete die lebenden Mikrosporen in grössester Anzahl ab, indem sie den Inhalt dieser Sporen, der bekanntlich sehr reich an grobkörnigen Reservestoffen ist Fig. 33), in eigenthümlicher Weise umwandelte. und zwar in „fettige Degeneration“ versetzte. Hierbei werden die körnigen Inhaltstheile in Fett verwandelt, welches alsbald zu grösseren, stark lichtbrechenden, meist Tropfenform annehmenden Massen

zusammenfliesst (Fig. 35. 36) und dem Pilze zur Nahrung dient. Meist betheiligen sich mehrere (Fig. 34) bis ein Dutzend Individuen an diesem Zerstörungswerk, das in gleicher Extensität und Intensität wahrscheinlich auch draussen in der Natur vorkommen wird und dann nothwendigerweise die Spermatozoidenproduction der Isoeten einschränken muss. Fünf Monate lang wurden in meinen Culturen immer nur Sporangien-tragende Individuen erzeugt.

Die Sporangien zeigen exacte oder etwas niedergedrückte Kugelform (Fig. 37—40). Im Vergleich zu den Mikrosporen von *Isoetes* erscheinen sie manchmal ziemlich gross (Fig. 38. 39), dürften aber nur selten einen über 22 mikr. hinausgehenden Durchmesser erlangen, während sie auf der andern Seite auch nur 4—5 mikr. messen können. Zwischen diesen Extremen liegen natürlich alle möglichen Uebergänge. Der Entwickelungsgang der Sporangien stimmt mit dem von *Rhiz. pollinis* vollkommen überein. In den grössten Sporangien werden etwa 150—300 Zoosporen erzeugt, in den kleinsten nur eine geringe Anzahl. An Grösse stehen die Schwärmer denen der vorgenannten Art etwa um die Hälfte nach, da sie nur 2,5—3 mikr messen, also ziemlich klein ausfallen. Ihre Cilie ist fein, ihr Kern ziemlich gross, etwa 0,9—1,2 mikr. messend, sehr stark lichtbrechend (Fig. 41). Daneben sieht man häufig noch ein wenig glänzendes Plasmaklümpchen. Beim Schwärmen nimmt der Schwärmer Kugel- oder Ellipsoidform an, in der Ruhe zeigt er auffällige Metabolie (wie bei *Rh. intestinum* Schenk). Die Sporangienhaut erhält mehrere (2—5) Mündungen (Fig. 40) (nur an den kleinsten Individuen ist eine einzige vorhanden). Sie entstehen dadurch, dass kleine kreisförmig umschriebene Partieen der Wandung ziemlich stark vergallerten, eine Zeit lang als kuppelartig vorspringende Gallertmassen erhalten bleiben (Fig. 38) und schliesslich im Wasser verquellen, worauf die Schwärmer ausschlüpfen. Das Mycel (Fig. 37. 39) trägt im Wesentlichen denselben Character, wie bei *Rh. pollinis.* Ist der Inhalt der Wirthszellen aufgezehrt, so lässt es sich meistens schon ohne Reagentien nachweisen (Fig. 37), wird aber sonst erst durch färbende Mittel in seinen feinsten Auszweigungen zur Anschauung gebracht.*)

Während 5 monatlicher Cultur gelang es mir nicht, Dauersporenpflänzchen zu erziehen. Später musste ich die Culturen aufgeben.

Mittelst der Mikrosporen von *Isoetes lacustris* und *I. echinospora* habe ich auch einen Organismus gefangen, der den Monadinen nahe zu stehen scheint. Sein Plasma-

*) Auch schwache (etwa 6 %) Chromsäure leistet zur Aufhellung, namentlich der cuticularisirten Aussenhaut der Mikrosporen gute Dienste.

körper zehrt den gesammten Inhalt der Wirthszellen auf und geht dann in den Dauerzustand über, in welchem er eine grosse mit mächtigem Oeltropfen und derber Haut versehene Dauerspore bildet. Mitunter sind 2—4 solcher Dauersporen in einer Microspore vorhanden. Ausserordentlich häufig wird ein und dieselbe Microspore sowohl von dem in Rede stehenden Schmarotzer, als von Individuen des *Rhizophidium Sphaerotheca* befallen. Anfänglich glaubte ich, dass beiderlei Bildungen in genetischem Zusammenhang ständen, so zwar, dass jene endophyten Dauersporen den Dauerzustand des *Rhizophidium* repräsentirten, allein die nähere Untersuchung ergab, dass von einem solchen Zusammenhange durchaus keine Rede sein kann, sondern dass hier ein besonderer, wahrscheinlich Monadinen-artiger Organismus vorliegt, den ich an anderer Stelle characterisiren werde.*)

4. **Rhizophidium Cyclotellae** nov. spec.

Taf. II Fig. 13—22 a.

Als Beispiel dafür, dass sich, wie übrigens von vornherein zu erwarten war, nicht jede beliebige *Rhizidiacee* durch Pollenkörner fangen lässt, möge vorstehend bezeichneter Pilz angeführt werden. Wenigstens gelangen mir mit Pinuspollen die Fangversuche nicht; auch Farnsporen (*Lycopodium*) wurden vergebens in die Culturen eingesät.

Ich erhielt dieses Object in einer Cultur von Diatomeen und zwar von einer *Cyclotella*-Art, die aus der sogenannten „Stinksaale" bei Halle stammte. Bei fortgesetzter Züchtung wurde die grosse Mehrzahl der Cyclotellen von dem Schmarotzer vernichtet.

Den geringen Dimensionen dieser Wirthszellen entsprechend, erlangen seine Pflänzchen nur geringe Grösse.

Die Entwickelung der Sporangien tragenden Individuen wurde von der Zoospore aus in mehreren continuirlichen Entwickelungsreihen verfolgt, von denen ich zwei in Fig. 13 und 14 dargestellt habe. (Man vergleiche die Figurenerklärung.)

Im Zustande lebhaftester Bewegung zeigen die zu den kleinsten Rhizidiaceen-Schwärmern gehörigen, nur etwa 1,8—2,5 mikr. im Durchmesser haltenden Zoosporen Kugelform (Fig. 17 a), im Zustande der Ruhe und des Kriechens deutliche Metabolie

*) Kürzlich habe ich in Schenk's Arbeit: Ueber das Vorkommen contractiler Zellen im Pflanzenreiche, in einer Anm. auf p. 8 die Notiz gefunden, dass in einer Cultur die Sporen eines andern Farnes und zwar eines *Aspidium* (*A. violascens*) von *Chytridium subangulosum* A. Braun befallen wurden.

(Fig. 17 b). Sie sind mit einem relativ grossen, glänzenden Kern und sehr feiner Cilie ausgerüstet, die bei der Bewegung, welche, wie z. B. bei *Rhiz. pollinis*, in Zickzackbahnen erfolgt, nachgeschleppt wird (Fig. 15. 17). Während die Zoosporen anderer *Rhizidiaceen* an ganz beliebigen Stellen der Membran ihrer Wirthszellen (Algen, Pollenkörner, Farnsporen etc.) einzudringen vermögen, erfolgt im vorliegenden Falle die Infection immer nur an ganz bestimmten Stellen der *Cyclotella*-Haut, nämlich an den ringförmigen Grenzlinien zwischen den Schalen und den Gürtelbändern (Fig. 13—16, 20. 23). Es beruht dieses eigenthümliche Verhalten offenbar auf dem Umstande, dass der Keimschlauch der Schwärmer die Kieselsäure der bekanntlich stark verkieselten Membran nicht zu lösen vermag. Eingedrungen entwickelt sich der Keimschlauch durch Verästelung zu einem Mycel, das gleichzeitig auffällige destructive Veränderungen im Inhalt der *Cyclotella* hervorruft. Am meisten in die Augen springen die Veränderungen am Chromotophoren-Apparat, dessen kleine Platten von der Wandung abgezogen, zu rundlichen Klümpchen contrahirt und schliesslich ins schmutzig Bräunliche verfärbt werden. Gleichzeitig mit diesen Veränderungen erfolgt eine Contraction des Primordialschlauches, sowie Zerstörung des Kernes, der sammt dem übrigen Plasma schliesslich ganz aufgezehrt wird, sodass von dem Inhalt der Zelle nur noch die braunen Chromatophorenreste übrig bleiben. (Vergl. die Entwickelungsreihen in Fig. 13 und 14.) In dem Maasse als die Aufzehrung des Inhaltes und die Contraction der Chromatophorenreste vorschreitet, wird das winzige Mycel, das bei seiner grossen Feinheit leicht zu übersehen und in seiner ganzen Ausdehnung nur bei günstigster Beleuchtung wahrzunehmen ist, vielfach selbst erst durch Färbemittel (Pikrinsäure, Anilinfarben) ganz deutlich hervortritt, frei gelegt. (Fig. 13. D, 20—22).

Von dem Mycel ernährt, bildet sich die extramatricale aus dem ursprünglichen Schwärmer gebildete Zelle sehr bald zum Sporangium aus (Entwickelungsreihen in Fig. 13 u. 14), und zwar in der für andere *Rhizidieen* bekannten Weise. Das fertige Sporangium (Fig. 15) ist, von der Seite gesehen, kurz birnförmig, niemals genau kugelig, relativ sehr klein, wohl nicht über 12 mikr. messend, vielfach um 1/3 kleiner, mit dünner, je nach Grösse 1—3 Mündungen erhaltender Membran versehen, die nach der Entleerung schnell collabirt und bald unkenntlich wird.

Die Cyclotellen werden oft von mehreren (Fig. 19) bis 8 Parasiten befallen die dann meistens klein bleiben. Auf Melosiren geht *Rh. Cyclotellae* auch bei monatelanger Zusammenzüchtung nicht über. Diese Thatsache im Verein mit den morphologischen Unterschieden weist darauf hin, dass der Cyclotellen-Schmarotzer mit dem von Braun auf den so nahe verwandten Melosiren gefundenen Chytridium globosum

nichts zu thun hat. Auch auf andere *Diatomeen* (Synedren, Naviculen) habe ich *Rh. Cyclotellae* nicht überzuzüchten vermocht.

5. **Lagenidium pygmaeum** spec. nov.

Taf. I Fig. 29—31 u. Taf. II Fig. 1—12.

Wie bereits einleitungsweise angedeutet, hatte ich seit dem Jahre 1883 alljährlich das Glück, in lebenden Pollenkörnern von *Pinus silvestris, austriaca, Laricio* und *Pallasiana* welche auf Saalewasser ausgesäet worden waren, eine neue, mit Sexualität begabte *Lagenidee* einzufangen, die ich näher studirte. Die folgende Mittheilung hierüber mag als Ergänzung meiner früheren monographischen Arbeit über die *Lagenidieen* dienen.

Es ist von vornherein zu bemerken, dass die engen Raumverhältnisse der Pollenzellen, innerhalb deren sich die ganze Entwickelung abspielt, relativ grosse Einfachheit im Bau und in der Entwickelung des Pilzes bedingen.

1. Die ungeschlechtlichen Pflänzchen.

Das myceliale Stadium der ungeschlechtlichen Pflänzchen stellt einen Schlauch dar, der bei den verschiedenen Individuen in Bezug auf Gestaltungsweise und Grösse nicht unbeträchtlich variirt. In vielen Fällen ist er von gestreckter Form, aber dabei meist gekrümmt und mit Aussackungen versehen, welche zu wenigen in unregelmässiger Anordnung auftreten und bald schlauchförmige (Taf. I Fig. 26), bald blasenförmige (Fig. 25) Zweige bilden, mitunter auch nur papillenartig erscheinen (Taf. I Fig. 28). In vielen andern Fällen vermisst man am Mycel den Schlauchcharacter; es stellt dann eine einfache rundliche Blase dar, welche Kugelform, Eiform, Ellipsoidform, Nierenform etc. besitzen kann und den Raum des Pollenkorns oft zu einem grossen Theile ausfüllt (Taf. I Fig. 33. 37. 39). Zwischen dieser einfachen Blasenform und der Form des mit Ausstülpungen versehenen Schlauches zeigen sich vielfach Uebergänge.

Gewöhnlich findet sich in der Pollenzelle nur ein einziger Mycelkörper; doch kann man auch 2—4 beobachten (Fig. 37. 38), die, wenn sie voluminös sind, den ganzen Raum der Pollenzelle ausfüllen und sich durch gegenseitigen Druck abplatten können (Taf. I Fig. 37).

Bezüglich dieser Formverhältnisse wird man an die Lagenidien, speciell an *Lagenidium Rabenhorstii* Zopf erinnert, das, wie ich zeigte, ebenfalls seine beiden

Mycelformen (gestreckte Schlauchform und Blasenform) mit allen Uebergängen producirt.

Der Inhalt der Mycelschläuche bietet nichts besonders Characteristisches; in dem Plasma finden sich stark lichtbrechende, z. Th. grobe Körnchen und in gewissem Alter Vacuolen vertheilt.

Der Mycelkörper bleibt auch zu der Zeit, wo das Pflänzchen sich zur Sporangienbildung anschickt, vollkommen einzellig: er wird in seiner ganzen Ausdehnung zu einem einzigen Sporangium; eine Differenzirung in einen vegetativ bleibenden und in einen fructificativ werdenden Theil wird also vermisst, und dies entspricht wiederum dem Character der *Lagenidieen* (*Lagenidium* und *Myzocytium*).

Die beginnende Umwandlung des Mycelschlauches in ein Sporangium macht sich schon äusserlich bemerkbar, indem derselbe eine Ausstülpung gegen die Wandung der Wirthszelle hintreibt. An der Berührungsstelle wird nun die Pollenwandung aufgelöst, sodann verlängert sich die Ausstülpung und tritt durch die gebildete Oeffnung sich hindurchzwängend und hier meistens eine Einschnürung erleidend, ins umgebende Wasser (Taf. I Fig. 27. 28. 33. 39). Die Bildung eines solchen Perforationsschlauches finden wir auch bei den bereits bekannten *Lagenidieen*. Nur habe ich bei diesen niemals beobachtet, dass die in Rede stehenden Schläuche sich verzweigen können, was bei dem vorliegenden Pilze gar nicht so selten vorkommt (Taf. I Fig. 38. 39). Die Zweige entstehen stets am Grunde des Perforationsschlauches, d. h. unmittelbar über der Durchbruchsstelle durch die Pollenmembran. Ihre Zahl beträgt 2—3 (Fig. 38. 39). In einigen meiner Wasserculturen vom Jahre 1884 war sogar die Zahl der mit verzweigtem Perforationsschlauche versehenen Individuen die überwiegende. Die Zweige sind meist ebenso plump wie der Hauptschlauch, erreichen auch hin und wieder die Länge desselben.

Wie sich äusserlich der Beginn der Fructification durch Bildung des Perforationsschlauches kenntlich macht, so documentirt er sich im Innern des Parasiten durch Auftreten grösserer Vacuolen (Taf. I Fig. 39. 27), die allmählich zusammenfliessen, in bauchigen Exemplaren eine grosse centrale Vacuole bildend, welche das Plasma an die Wandung drängt (Fig. 31). Durch simultane Zerklüftung dieses Wandbelegs Fig. 31. 32) entstehen die Zoosporen. Sobald sie deutlich gegen einander abgegrenzt erscheinen, öffnet sich die Aussenmembran des Perforationsschlauchs an der Spitze und seine Innenmembran tritt bruchsackförmig heraus, um die Schwärmer aufzunehmen (Fig. 29. 34). Man sieht letztere gesondert in die „Schwärmblase" einwandern. Erst unmittelbar nach der Einwanderung scheinen die Schwärmer ihre Cilien zu er-

halten, wenigstens nehmen sie erst jetzt allmählich deutliche Bewegung an. Dieselbe wird von Moment zu Moment lebhafter, endlich zerfliesst die Membran der Schwärmblase und die Schwärmer jagen nunmehr im Wasser dahin. Sie zeigen dabei etwa die Form einer kurzen, ca. 16—18 mikr. langen Spindel (Fig. 30). In Momenten der Ruhe nehmen sie schwach amoeboide Bewegungen an. Die Cilien sind, wie bei anderen *Lagenidieen,* in der Zweizahl vorhanden, am Plasmakörper seitlich inserirt und schon ohne Abtödtungsmittel deutlich wahrzunehmen (Fig. 30. 35).

Die Infection neuer Pollenmassen durch die Schwärmer scheint sehr schnell zu erfolgen, wie folgendes, im Juni gemachtes Experiment lehrt: Ich nahm eine flache Krystallisirschale von 1 Decimeter Durchmesser, füllte sie mit Wasser und besäete die Oberfläche mit frischen Stäubchen der *Pinus Pallasiana* so dicht, dass eine zarte, fast continuirliche, schwefelgelbe Haut auf dem Wasser entstand, die nach meiner Schätzung tausende von Stäubchen enthalten musste. In diese Cultur brachte ich ein kleines Stück von der auf einer andern Cultur befindlichen, sehr pilzreichen Pollenhaut, das nur 1 Centim. in der Länge und ca. 2 millim. in der Breite mass. Schon nach 23 Stunden war unter tausenden von Stäubchen der erstgenannten Aussaat kaum eines zu finden, was nicht schon entwickelte Sporangien gezeigt hätte, ja z. Th. waren dieselben schon entleert.

Das genauere Verhalten der entleerten Schwärmer mit Bezug auf die Infection wurde in der Weise studirt, dass ich in den Tropfen des Objectträgers, der zahlreiche, mit reifen, z. Th. eben entleerten Sporangien behaftete Pollenkörnchen von *Pinus austriaca* enthielt, Pollen von *Pinus Pallasiana* einsäete. Die massenhaft entleerten Schwärmer setzen sich nun nicht unmittelbar an die eingesäeten Stäubchen an, sondern jagen längere Zeit umher. Erst nachdem ihre Bewegungen träger geworden, lassen sie sich auf der Haut der Pollenzellen einzeln oder zu mehreren nieder (Fig. 21 a). Dann nimmt der Plasmakörper Kugelform an (Fig. 21 b). Hierauf werden die Cilien, gewöhnlich erst die eine, dann die andere, eingezogen (Fig. 21 b. c) und nun umgiebt sich der Plasmakörper mit Membran und wird, indem er sich nach der Pollenzelle zu verschmälert, birnförmig, häufig aber auch länglich-ellipsoidisch (Taf. I Fig. 23): Jetzt wird ein feiner Keimschlauch durch die Pollenzellmembran getrieben und zwar relativ schnell (in den von mir beobachteten Fällen in 7—12 Minuten). Ist derselbe gebildet, so wandert ein Theil des Plasmas in denselben hinein und es entsteht an der Spitze desselben eine keulige Anschwellung, die allmählich sich vergrössernd, Kugel- oder Birngestalt annimmt, während im Inhalt der ursprünglichen Schwärmzelle eine grösser und grösser werdende Vacuole auftritt, zum Zeichen, dass mehr und mehr Plasma

in den Keimschlauch übertritt. (Siehe die Entwickelungsreihe in Fig. 21 a—f.) Endlich ist die Schwärmerhaut gänzlich entleert (Fig. 22 d) und wird durch Vergallertung allmählich unkenntlich; nach 1—2 Tagen ist sie meistens gänzlich aufgelöst. In Taf. I Fig. 22 findet man diese Vorgänge in einer continuirlichen Entwickelungsreihe dargestellt. Genau derselbe Infectionsmodus findet bei Algenzellen seitens der früher von mir beschriebenen *Lagenidieen* statt.

In sporangienreichen Culturen sieht man frisch eingesäete Pollenkörner sich oft mit Dutzenden von Schwärmsporen bedecken. Doch geht die Mehrzahl derselben zu Grunde.

Ist der Inhalt der Pollenzellen stark körnig, trüb und dunkel, so wird die Feststellung des Infectionsmodus meistens schwierig. Wählt man aber für die continuirliche Beobachtung Zellen aus, welche jenen Uebelstand nicht zeigen, so lässt sich der Infectionsprozess leicht und klar verfolgen.

Hin und wieder kommt es vor, dass die Schwärmer sich nicht unmittelbar auf der Pollenhaut, sondern in deren Nähe festsetzen, um nun einen an Länge oft das 10—20 fache ihres Durchmessers betragenden dünnen und meist stark gekrümmten Keimschlauch auf das Pollenkorn hinzutreiben, der bei Berührung mit der Pollenhaut kugelig aufschwillt und nun erst eindringt.

Der junge Parasit wächst nun, vom Plasma der Pollenzelle sich nährend, alsbald zu dem bereits früher charakterisirten einfachen Mycelkörper aus (Fig. 24. 26). Die Eindringstelle ist an der Form des Schlauches (Fig. 24 bei i, 25 bei a, 26 bei a) meist noch einige Zeit zu erkennen.

2. Die geschlechtlichen Pflanzen.

Nach längerer oder kürzerer Zeit traten in jeder meiner Culturen sexuelle Pflänzchen auf.

Das myceliale Entwickelungsstadium derselben entsteht aus den Schwärmern in der nämlichen Weise, wie bei den neutralen Individuen und trägt auch sonst den nämlichen Character, nur wird der Mycelschlauch im Allgemeinen noch dicker und plumper. Er gliedert sich endlich durch eine Scheidewand in zwei Zellen, von denen die eine zum Oogon, die andere zum Antheridium wird (Taf. 2 Fig. 2). Gemischt fructificative Pflänzchen scheinen sehr selten zu sein, wenigstens habe ich unter Hunderten von Pflänzchen nur ein einziges mal ein dreizelliges gesehen, welches ausser Oogon und Antheridium noch ein Sporangium besass (Taf. 2 Fig. 10).

Mehr als dreizellige Sexualpflänzchen dürften inanbetracht der geringen Raumverhältnisse in der Pollenzelle überhaupt nicht vorkommen.

Hin und wieder trifft man Fälle von Diöcie*) (Taf. 2 Fig. 12). Ich wiess solche früher bereits für mein *Lagenidium Rabenhorstii* nach.

Die oogoniale Zelle macht sich schon in der Jugend leicht als solche kenntlich durch ihre starke Ausbauchung sowohl als durch ihre Aussackungen, die dem Antheridium entweder ganz fehlen, oder doch minder ausgesprochen erscheinen (Taf. 1. Fig. 1, O. 2, O. 3, O. 4, O und O'). Letzteres treibt einen relativ kräftigen Befruchtungsschlauch in das Oogonium hinein (Fig. 5) und lässt seinen Inhalt vollständig in dasselbe übertreten, sodass es schliesslich ganz entleert ist.**) (Fig. 5. 6. 9 A.) Wie bei den Lagenidien und Myzocytien erfolgt die Bildung der Oosphaere erst nach dem Uebertritt des Antheridiuminhalts (Fig. 5). Dieselbe umgiebt sich dann mit dicker Haut und wird so zur Oospore, welche mit dem Befruchtungsschlauche, der nach vollzogener Befruchtung sehr deutlich hervortritt (Taf. 6 Fig. 9. 12), fest verbunden bleibt.

Die vorstehenden Verhältnisse lassen sich häufig nur unter Zuhilfenahme von Mitteln studiren, welche Membran und Inhalt des Pollenkorns aufzuhellen vermögen. Aetzkali und Chromsäure leisten hierbei gute Dienste. Durch vorsichtigen Druck auf mit solchen Stoffen behandelte Pollenkörner werden die Parasiten meist intact herausgepresst und lassen nun ihre Form genau erkennen (Fig. 9). Die reife Oospore ist von exact kugeliger Form (Taf. 2 Fig. 6. 8—12), seltener an der dem Befruchtungsschlauche entsprechenden Stelle etwas birnförmig vorgezogen (Taf. 2 Fig. 7). Sie besitzt eine relativ dicke, hyaline, sculpturlose Haut, die in ein Exosporium und ein minder dickes Endosporium diffenzirt ist. Mit Chlorzinkjod behandelt zeigt sie keine Cellulose-Reaction. Im Innern der Spore sieht man eine grosse, kugelige Masse von stark lichtbrechendem Reserveplasma, das fast das ganze Lumen der Zelle ausfüllt und sich bei Behandlung mit Osmiumsäure als fettreich erweist (Fig. 6. 7. 10). Die grössten Sporen, die ich erzielte, maassen 29 mikr., die kleinsten etwa 18 mikr. Sie werden schliesslich, durch Vergallertung der oogonialen Haut, ganz frei. Die Bildung sexueller Pflanzen tritt mitunter erst nach einer kleineren oder grösseren Reihe von ungeschlechtlichen Generationen, also erst nach mehrwöchentlicher Cultur auf; mitunter aber auch sofort, sodass man am fünften Tage der Cultur bereits reife Oosporen erntet.

*) Wenigstens schien mir Form und Lage der Sexualzellen auf eine solche hinzudeuten.

**) Den Befruchtungsprozess habe ich bereits für Lagenidium Rabenhorstii l. c. näher verfolgt.

In ein und derselben Pollenzelle kommen nicht selten 2—3 sexuelle Pflänzchen vor (Fig. 8). Häufig wird ein und dasselbe Pollenkorn von Individuen des *Rhizophidium pollinis* und solchen des *Lagenidium* befallen, entweder gleichzeitig oder successive. Wer die Entwickelungsgeschichte des *Rhizophidium pollinis* nicht kennt, kann dann wohl zu der Vermuthung geleitet werden, die im Innern der Pollenzelle liegenden Sporen seien Producte dieses Pilzes.

Seinem ganzen Entwickelungsgange nach schliesst sich der besprochene Pilz an die *Lagenidieen,* hinsichtlich der Form seiner vegetativen und fructificativen Zustände speciell an die Gattung *Lagenidium* an. Es empfiehlt sich daher, ihn hierselbst unterzubringen. Offenbar ist er gegenüber den übrigen von mir beschriebenen Arten durch Einfachheit im Bau und durch geringe Grössenverhältnisse ausgezeichnet, weshalb ich ihn als *L. pygmaeum* bezeichnen möchte.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. I.

Rhizophidium pollinis (A. Braun).

Figur 1—20.

Fig. 1. $^{350}/_{1}$ Reifes Sporangientragendes Pflänzchen unmittelbar vor der Entleerung. Von den mit Gallertpfropf versehenen Mündungen des Sporangiums sind zwei sichtbar. Das im Innern des Pollenkorns ausgebreitete Mycelsystem ist erst nach späterer Aufhellung durch Reagentien gezeichnet.

Fig. 2. $^{350}/_{1}$ Dasselbe Sporangium während des Austrittes der Schwärmer dargestellt.

Fig. 3. $^{350}/_{1}$ Völlig entleertes Sporangienpflänzchen. Es sind 3 deutliche Mündungen vorhanden.

Fig. 4. $^{690}/_{1}$ Stück der Haut eines reifen Sporangiums mit einer mit Gallertpfropf versehenen Mündung.

Fig. 5. $^{690}/_{1}$ Stück der Haut eines entleerten Sporangiums mit einer offenen Mündung.

Fig. 6. $^{690}/_{1}$ Ein Sporangium mit 2 Mündungen (in Jodjodkalium).

Fig. 7. $^{1000}/_{1}$ Zwei mit Cilien versehene Schwärmer. Zur Seite des excentrischen stark lichtbrechenden fettreichen Kernes liegt eine kleine Plasmamasse, an die sich die Cilie anzusetzen scheint.

Fig. 8. $^{100}/_{1}$ Graphische Darstellung eines Stückes der Schwärmbahn einer Zoospore, wobei ich mich möglichst genau an die Natur gehalten habe. A. bezeichnet den Anfang, Z. das Ende des Weges. Es herrschen in der Bahn spitze Winkel vor.

Fig. 9. $^{690}/_{1}$ Innenhaut J eines zuvor mit Aetzkali behandelten Pinuspollenkorns, durch vorsichtigen Druck aus dem Korn isolirt, mit 2 myceltragenden Sporangienpflänzchen. Von dem einen ist das Sporangium bei der Präparation abgelöst. Die Mycelsysteme sind sehr reich verzweigt.

Fig. 10. $^{350}/_{1}$ Pollenkorn mit einem noch sehr jungen Parasiten.

Fig. 11. $^{350}/_{1}$ Pollenkorn mit drei etwas älteren Sporangienpflänzchen.

Fig. 12—14 $^{350}/_{1}$ Weitere Entwickelungsstadien sporangientragender Pflänzchen. Die jungen Sporangien sind vor, die Mycelien nach der Behandlung mit aufhellenden Reagentien gezeichnet.

Fig. 15. $^{350}/_{1}$ Pollenkorn mit 3 fast reifen Sporangien besetzt.

Fig. 16. $^{300}/_{1}$ Pollenkorn mit 3 Sporangienpflänzchen besetzt. Das Sporangium des einen ist bereits entleert, das des anderen sehr klein, das des dritten gross und mit 3 Mündungen versehen.

Fig. 17. $^{450}/_{1}$ Pollenkorn mit 12 Dauersporenpflänzchen besetzt. Die Dauersporen erst halbreif. Von den Mycelien ist wegen Undurchsichtigkeit der Pollenhaut und des Inhalts nichts zu sehen.

Fig. 18. $^{350}/_{1}$ Pollenkorn mit 4 Sporangienpflänzchen und zwei Dauersporen tragenden. Zwei Sporangien sind bereits entleert.

Fig. 19. $^{690}/_{1}$ Pollenkorn von *Tropaeolum majus*, halb von der Seite gesehen, durch Rhiz. pollinis künstlich inficirt, mit 7 Sporangien tragenden Individuen besetzt, von denen 5 ihre Sporangien bereits entleert haben. Mycelien nicht gezeichnet, weil nicht deutlich.

Fig. 20. $^{690}/_{1}$ Pollenkorn von *Phlox*, 20 Stunden nach der Infection mit *Rhiz. pollinis*. Man sieht 3 Parasiten, von dem 2 ihre Sporangien bereits entleert haben. Das Mycel ist verdeckt.

Lagenidium pygmaeum n. sp.

Fig. 21—39.

Fig. 21. $^{540}/_{1}$ Entwickelungsreihe, das Verhalten ein und desselben Schwärmers bei der Infection zeigend. a) Pinuspollen mit einem Schwärmer, der sich eben auf der Pollenhaut festgesetzt hat 6 Uhr 30 Min.; b) derselbe 6 Uhr 31 Min. Er hat sich abgerundet und die eine Cilie eingezogen. c) 6 Uhr 33 Min.; auch die andere Cilie ist eingezogen. d) 6 Uhr 45 Min. Der Schwärmer beginnt den Infectionsschlauch zu treiben. e) 7 Uhr. Der Infectionsschlauch ist länger geworden. f) 7 Uhr 11 Min. Die Spitze des Infectionsschlauches ist kugelig angeschwollen.

Fig. 22. $^{540}/_{1}$ Continuirliche Entwickelungsreihe, das Verhalten ein und desselben Schwärmers beim Eindringen zeigend. a) Der Schwärmer hat sich abgerundet und seine Cilien eingezogen 6 Uhr 15 Min. b) Derselbe, birnförmig geworden mit beginnender Bildung des Infectionsschlauches 6 Uhr 22 Min.; c) derselbe, nachdem der Infectionsschlauch sich verlängert und eine keulige Anschwellung erhalten hat, in die das Plasma eingetreten 6 U. 35 Min. d) derselbe 6 U. 55 Min. Schwärmerhaut und Infectionsschlauch sind entleert, ihr Plasma ist völlig in die kugelige Anschwellung übergetreten und die Infection somit beendet.

Fig. 23. $^{540}/_{1}$ Ein auf der Pollenhaut sitzender, stark gestreckter Schwärmer unmittelbar vor dem Eindringen.

Fig. 24. $^{540}/_{1}$ Junges Pflänzchen kurze Zeit nach der Infection; bei i der Infectionsschlauch. Die Haut des Schwärmers bereits aufgelöst.

Fig. 25. $^{350}/_{1}$ Mit mehrfachen Aussackungen versehener Mycelschlauch eines Sporangienpflänzchens, bei a die Infectionsstelle.

Fig. 26. $^{350}/_{1}$ Unregelmässig verzweigter Mycelschlauch eines Sporangienpflänzchens.

Fig. 27. $^{350}/_{1}$ Halbreifes Sporangium, bei e Entleerungsschlauch, in Bildung begriffen.

Fig. 28. $^{350}/_{1}$ Pollenzelle mit 2 Sporangienpflänzchen.

Fig. 29. $^{350}/_{1}$ Pollenzelle mit 2 Sporangienpflänzchen, von denen das eine soeben seine zahlreichen Schwärmer durch den Entleerungsschlauch e entlassen hat. Die Schwärmer sind noch von der zarten Innenhaut des Schlauches (Schwärmblase) umhüllt und bewegen sich innerhalb derselben lebhaft. Von dem zweiten entleerten Sporangium sieht man den Entleerungsschlauch bei e'.

Fig. 30. $^{540}/_{1}$ Schwärmer mit seinen 2 Cilien.

Fig. 31—33. $^{450}/_{1}$ Sporangien in Flaschenform, deren Inhalt bereits in Zoosporen zerklüftet ist. Fig. 12 etwa im optischen Durchschnitt (r. Rest vom Plasma der Pollenzelle) Fig. 13 in der Ansicht von der Seite. In Fig. 14 ist die Anordnung des Inhalts minder klar, das Plasma grobkörniger, der Mündungshals dicker.

Fig. 34. $^{450}/_1$ Dasselbe Sporangium, wie in Fig. 13, 15 Minuten später. Der Mündungsschlauch ist bereits geöffnet, und in die Schwärmblase hinein wandern soeben die letzten Schwärmer.

Fig. 35. $^{450}/_1$ Schwärmsporen des vorigen Sporangiums, zwei noch mit Cilien, eine bereits zur Ruhe gekommen.

Fig. 36. $^{450}/_1$ Pinuspollenkorn mit 2 Sporangien-Individuen des Lagenidium, die sich gegenseitig etwas drängen; der Entleerungsschlauch des einen ist dem Beschauer abgewandt.

Fig. 37. $^{450}/_1$ Pollenkorn mit 3 Individuen (Sporangien) des Pilzes, die sich gegenseitig bis zur Abplattung drängen und den Raum der Wirthszellen fast ganz ausfüllen. Die Entleerungsschläuche sind dem Beschauer abgewandt.

Fig. 38—39. $^{450}/_1$ Sporangium mit verzweigtem Mündungshalse. Bei 38 im Inhalt bereits die Zerklüftuug in Schwärmer angedeutet.

Tafel II.

Lagenidium pygmaeum nov. spec.

Figur 1—12.

Fig. 1—2. $^{540}/_1$ Zwei noch junge sexuelle Pflänzchen. O Oogon, A Antheridium.

Fig. 3. $^{350}/_1$ Noch unreifes Pflänzchen. O wahrscheinlich das junge Oogon, A das Antheridium.

Fig. 4. $^{450}/_1$ Die aus Cellulose bestehende Innenhaut (I) eines Pinus-Pollenskorns (nach Behandlung mit Aetzkali aus Letzterem herausgedrückt) mit 2 sexuellen jungen Individuen des Pilzes. O Oogon, A Antheridium des einen, O' Oogon, A' Antheridium des andern.

Fig. 5. $^{450}/_1$ Pollenkorn von Pinus mit einem sexuellen Pflänzchen. A Antheridium. O Oogon mit der halbreifen Oospore.

Fig. 6—7. $^{540}/_1$ Pollenkörner mit je einem sexuellen Pflänzchen. Bezeichnung wie oben. In Fig. 7 ist die birnförmig vorgezogene Stelle der Oospore mit dem Antheridialschlauche verwachsen.

Fig. 8. $^{450}/_1$ Pollenkorn von *Pinus silvestris* mit 2 sexuellen Pflänzchen.

Fig. 9. $^{450}/_1$ Zwei durch Druck aus einem Pollenkorn isolirte sexuelle Pflänzchen. Bezeichnung wie früher.

Fig. 10. $^{540}/_1$ Ein aus Oogon O, Antheridium A und Sporangium Sp. bestehendes, also dreizelliges Individuum. Sporangium bereits entleert; e Entleerungsschlauch.

Fig. 11. $^{540}/_1$ Sexuelles Pflänzchen bestehend aus dem stark bauchigen Oogon. Oog. mit der Oospore Sp. und dem Antheridium A. Der Befruchtungsschlauch ist wegen ungünstiger Lage nicht deutlich.

Fig. 12. $^{350}/_1$ Pollenzelle von *Pinus* mit 2 einzelligen Individuen des Pilzes, von denen das eine zum oogonialen (O), das andere zum antheridialen Pflänzchen (A) ausgebildet ist.

Rhizophidium Cyclotellae nov. spec.

Fig. 13—22.

Alle Figuren 690 fach vergrössert.

Fig. 13. Continuirliche Beobachtungsreihe, die Entwickelung dreier Sporangienpflänzchen aus der Zoospore in 4 Stadien darstellend.

A. Am 7. Nov. Abends 7 Uhr. Cyclotellazelle in der Schalenansicht mit 3 im Eindringen begriffenen Zoosporen. Der Inhalt der Wirthszelle zeigt noch keine besonderen Veränderungen, denn die Chromatophoren liegen noch der Wandung dicht an und sind auch in Bezug auf Form und Färbung noch normal. Auch an dem im Centrum sichtbaren Kern scheinen besondere Veränderungen noch nicht vor sich gegangen zu sein.

B. Am 8. November 9 Uhr Morgens. Jene drei Schwärmer sind schon erheblich herangewachsen; der ursprünglich vorhandene glänzende Inhaltskörper derselben hat relativ bedeutende Vergrösserung erfahren, neben ihm sind kleinere, ebenfalls stark lichtbrechende Körnchen entstanden. Zwei der Parasiten zeigen ein deutlich entwickeltes Mycel. Auffällig erscheint jetzt die Wirkung auf die Wirthszelle, insofern die Chromatophoren von der Wandung abgezogen und in mehr rundliche, schmutzig gelbbraune Klümpchen verwandelt. Vom Kern ist nichts mehr zu sehen.

C. Am 9. Nov. Morgens 9 Uhr. Die 3 Sporangien nähern sich schon ihrer Ausbildung. Der stark lichtbrechende Tropfen ist in den beiden grössten Exemplaren bereits kleiner geworden, und auf seine Kosten sind neben ihm zahlreichere glänzende Körnchen aufgetreten. Inhalt der Cyclotella im Wesentlichen wie bei B, ebenso das Mycel.

D. Am 9. Nov. Abends 6 Uhr. Die beiden grössten Sporangien präsentiren sich bereits im Reifestadium, das dritte steht unmittelbar davor.

Fig. 14. Eine zweite continuirliche Beobachtungsreihe, gleichfalls die Entwickelung dreier Sporangienpflänzchen von der Zoospore aus darstellend.

A. Am 7. Nov. Abends 8 Uhr. Cyclotella vom Gürtelband aus gesehen, Chromatophoren noch in normaler Lage und Form.

B. Am 8. Nov. Nachm. 3 Uhr. Ebenso. Der stark lichtbrechende Körper in den ehemaligen Zoosporen hat an Grösse zugenommen. Die Chromatophoren sind von der Wandung abgezogen. Mycel nicht deutlich.

C. Am 9. Nov. Morgens 9 Uhr. Das Object hat sich gedreht, sodass es jetzt die Schalenansicht zeigt. Neben dem stark lichtbrechenden Körper in den bereits grösser gewordenen jungen Sporangien werden kleinere glänzende Körperchen sichtbar. Mycelschlauch bei dem grösseren Exemplar angedeutet.

D. Am 10. Nov. Vorm. 10 Uhr. Schalenansicht. An Stelle des grossen stark lichtbrechenden Körpers im Sporangium treten kleinere.

Fig. 15. Cyclotella-Zelle in der Gürtelbandansicht mit einem Sporangienpflänzchen. Inhalt der Wirthszelle bis auf die missfarbigen Chromatophoren-Klümpchen aufgezehrt. Zwischen letzteren sieht man das Mycel. Das Sporangium entlässt eben seine Schwärmer an zwei lochartigen Stellen.

Fig. 16. Dasselbe Object kurze Zeit später. Es treten eben die letzten Schwärmer aus. Man sieht die beiden Oeffnungen am Sporangium und die verdickte untere Partie der Sporangienmembran.

Fig. 17. Eine Zoospore, bei a schwärmend, bei b mit metabolischen Veränderungen ihres Plasmakörpers.

Fig. 18. Cyclotella-Zelle von der Schalenseite aus gesehen, mit 2 noch sehr jungen Parasiten. Sie haben noch keine auffälligen Wirkungen auf den Inhalt der Wirthszelle geäussert, da die Chromatophoren, die man theils im Profil, theils von der Fläche sieht, noch nicht von der Wandung zurückgezogen und in Bezug auf Form und Farbe augenscheinlich noch intact sind.

Fig. 19. Kleines Cyclotella-Exemplar in der Schalenansicht, mit 7 theils noch sehr jungen, theils halb- oder ganz reifen Sporangienpflänzchen besetzt, deren Mycelien nicht wahrzunehmen sind.

Fig. 20. Ziemlich grosse Cyclotella schräg liegend, mit concentrirter Picrinsäure-Lösung behandelt,

wodurch das relativ grosse Mycel des Parasiten mit seinen Verzweigungen deutlicher hervorgetreten ist.

Fig. 21. Cyclotella von der Schalenseite mit einem reifen Parasiten, dessen Mycel sich wenigstens streckenweise verfolgen lässt.

Fig. 22. Cyclotella von der Schalenseite mit 2 Parasiten, deren Mycel sich in seinen Verzweigungen deutlicher verfolgen lässt.

Fig. 22 a. Cyclotella von der Gürtelbandseite. Auf der Grenze von Schale und Gürtelband sitzt ein halbentwickeltes Sporangium, dessen Mycel undeutlich.

Rhizophyton Sciadii nov. spec.

Fig. 23—32.

Fig. 23. $^{150}/_1$ Eine Colonie von 12 Sciadium-Individuen, welche in doldenartiger Anordnung an der Mündung des entleerten Mutterindividuums A sitzen. Die 5 schön grünen Exemplare sind von dem Parasiten verschont geblieben, 6 Individuen dagegen von je 1—2 Pflänzchen des Schmarotzers befallen und bereits abgetödtet. Ihr ehemals schön grüner Inhalt ist jetzt in rothbraune Klümpchen umgewandelt. Von den Parasiten sind nur die entleerten Sporangien deutlich, die Mycelien bei dieser Vergrösserung nicht sichtbar.

Fig. 24. $^{690}/_1$ Kleineres Sciadium-Pflänzchen mit 2 jungen Parasiten.

Fig. 25. $^{690}/_1$ Dasselbe Object 24 Stunden später; die Chromatophoren sind contrahirt.

Fig. 26. $^{690}/_1$ Kleineres Sciadium-Individuum mit 2 dicht unterhalb der Spitze eingedrungenen, noch jungen Schmarotzern.

Fig. 27. $^{690}/_1$ Grosses Sciadium-Exemplar, von 3 Parasiten besetzt. Der eine ist noch sehr jung, die beiden andern zeigen bereits grössere Sporangien. Der Inhalt der Wirthsschläuche erscheint abgetödtet, die Chromatophoren sind contrahirt und in Verfärbung begriffen.

Fig. 28. $^{690}/_1$ Sciadiumschlauch mit einem Parasiten, dessen ziemlich grosses Sporangium unmittelbar vor der Schwärmerbildung steht. Das Chlorophyll des Sciadiums ist in Klümpchen von bräunlicher Färbung umgewandelt, zwischen denen das undeutliche Mycel verläuft.

Fig. 29. $^{690}/_1$ Dasselbe Sporangium 1 Stunde später, fast reif, zahlreiche Schwärmer mit ihren stark lichtbrechenden Kernen enthaltend.

Fig. 30. $^{690}/_1$ Einzelne Schwärmer, einer im Schwärmen begriffen, die beiden andern bereits zur Ruhe gekommen.

Fig. 31. $^{690}/_1$ Grosses Sciadium-Exemplar mit 7 Parasiten besetzt. Bei a b c entleerte, bei d e f g in der Entwickelung begriffene Sporangien.

Fig. 32. $^{1000}/_1$ Stück eines Sciadium-Schlauches mit einem jungen Parasiten. Das Mycel ist nach Entfärben des Schlauchinhalts mit Chromsäure und Färbung mit Gentianaviolett mit allen seinen Verzweigungen klar zu verfolgen.

Rhizophidium Sphaerotheca.

Fig. 33—41.

Vergrösserung 690 fach.

Fig. 33. Mikrospore von *Isoetes lacustris* im normalen Zustande. Im Inhalt reiches Reservematerial in Körnerform; in der Mitte eine Vacuole.

Fig. 34. Mikrospore mit 6 erst in der Entwickelung begriffenen, z. Th. noch sehr jungen Sporangienpflänzchen. Membran und Inhaltsbeschaffenheit der Mikrospore verhindern die Erkennung der feinen Mycelschläuche.

Fig. 35. Mikrospore mit 3 etwas weiter entwickelten Sporangienpflänzchen. Auch hier sind die Mycelien, die den Inhalt der Wirthszelle z. Th. in grosse zur Seite liegende, z. Th. schon aufgezehrte Fettmassen umwandelten, nicht zu erkennen.

Fig. 36. Mikrospore mit einem noch etwas weiter entwickelten Sporangienpflänzchen. Ihr Inhalt ist durch die Einwirkung des zum grossen Theil verdeckten Mycels in reiche Fettmassen umgewandelt.

Fig. 37. Grösseres noch unreifes Sporangiumpflänzchen mit vielfach verzweigtem Mycel, das bereits den gesammten Inhalt der Mikrospore aufgezehrt hat und deshalb mit allen seinen Verzweigungen klar darliegt.

Fig. 38. Grösseres fast völlig reifes Sporangienpflänzchen, in welchem die Schwärmerbildung bereits im Beginn ist. An der Sporangienhaut bemerkt man bei dieser Lage 2 Gallertwarzen, welche zwei späteren Mündungsstellen entsprechen. Der Inhalt der vom Pole aus gesehenen Mikrospore ist bis auf einige körnige Reste und geringe Fetttropfenzahl, welche die feineren Aeste des Mycels theilweise verdecken, aufgezehrt.

Fig. 39. Mikrospore mit 3 Parasiten besetzt. Davon sind zwei noch sehr jung, der dritte besitzt dagegen ein grosses, völlig reifes Sporangium mit zahlreichen Zoosporen, deren Kerne als glänzende, rundliche Körper erscheinen. Der Inhalt der Mikrospore von den nur theilweise verfolgbaren Mycelien erst partiell aufgebraucht.

Fig. 40. Dasselbe Sporangium 16 Stunden später; die fast völlig entleerte Haut zeigt 3 Löcher.

Fig. 41. Einzelne Schwärmer.



Ueber den

Einfluss des Durchströmungswinkels auf die elektrische Reizung der Muskelfaser

von

Desiderius Leicher,
cand. med.



Litteratur.

Du Bois-Reymond: Untersuchungen über thierische Electricität Bd. I. S. 296. Bd. II. Abth. I. S. 355 und 462.

Pflüger: Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus 1859. S. 178, 283, 410.

Munk: Untersuchung über das Wesen der Nervenerregung. 1868. S. 318.

Hitzig: Die Querdurchströmung des Froschnerven. Pflüg. Arch. VII 1873.

Filehne: Ueber die Zuckungsformen bei der sogenannten queren Durchströmung des Froschnerven. Pflüg. Arch. VII 1873.

Bernheim: Ueber Wirkung des electrischen Stromes in verschiedener Richtung gegen die Längsaxe des Nerven und Muskels. Pflüg. Arch. VIII 1874.

Sachs: Untersuchungen über Quer- und Längsdurchströmung des Froschmuskels nebst Beiträgen zur Physiologie der motorischen Endplatten. Arch. f. An. u. Phys. 1874.

A. Fick jun.: Ueber quere Nervendurchströmung. Würzb. Verhandl. N. F. IX. 1876.

Fick: Ueber den Ort der Reizung an schräg durchströmten Nervenstrecken. Würzb. Verh. N. F. X. 1877.

Tschirjew: Ueber die Nerven- und Muskelserregbarkeit. Archiv f. An. u. Phys 1877.

Hermannn: Handbuch der Physiologie. Bd. I S. 97 u. II. S. 79. 1879.

Albrecht, Meyer u. Giuffrè: Untersuchungen über die Erregbarkeit des Nerven und Muskels bei Längs- und Querdurchströmung. Pflüg. Arch. XXI. 1880.

Biedermann: Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie. Sitzb. der kais. Ak. zu Wien. 1879 III. IV., 1881 VII. u. 1882 VIII. Mittheilung.

Grützner: Ueber das Wesen der electrischen Oeffnungserregung. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1882.

Tigerstedt: Ueber innere Polarisation in den Nerven. Zur Theorie der Oeffnungszuckung. Mittheil. aus dem phys. Lab. zu Stockholm. 1882.

Seit Galvani sind zahlreiche Untersuchungen über die Frage angestellt worden, wie verhält sich die erregende Wirkung des elektrischen Stromes auf den Nerven, wenn dieser unter einer von der longitudinalen Axe verschiedenen Richtung d. i. unter einem beliebigen Winkel durchflossen wird. Das übereinstimmende Resultat fast aller dieser Beobachtungen sagt: Die erregende Wirkung des elektrischen Stromes auf den Nerven, nimmt mit der Zunahme des Winkels, unter welchem der Nerv durchflossen wird, ab, derart, dass sie bei einer genau queren Durchströmung, unter einem Winkel von 90 Grad, gleich Null ist.

Je zahlreicher derartige Beobachtungen an dem Nerven angestellt worden sind, um so weniger analoge Untersuchungen haben wir von dem Muskel gerade in betreff dieser Frage zu verzeichnen. Man begnügte sich damit, das für den Nerven gefundene Gesetz auch auf den Muskel zu übertragen. Die wenigen Forscher, welche Beobachtungen in dieser Beziehung an dem Muskel anstellten, haben jedoch keineswegs für ihn die unbeschränkte Gültigkeit des für den Nerven gefundenen Gesetzes bestätigen können.

Bernheim, welcher neben der Erregung des Nerven bei querer Durchströmung als der Erste auch die des Muskels in gleichen Verhältnissen untersuchte, fand, dass dieselbe ebenso wie die des Nerven mit Zunahme des Durchströmungswinkels sich verringere, jedoch bei genau querer Durchströmung nicht gleich Null wurde, sondern nur ein bestimmtes Minimum erreichte. Bernheim's Versuchsverfahren steht im Princip der später allgemein angewendeten Trogmethode sehr nahe und unterscheidet sich von ihr nur dadurch, dass statt eines Flüssigkeitsprismas ein solches von Thon von parallelen Stromfäden durchflossen wurde. In seiner Arbeit erwähnt Bernheim nichts von einer Ausschaltung der intramuskulären Nervenendigungen. Seine Resultate lassen jedoch vermuten, dass eine Curarisierung der benutzten Tiere stattgefunden hatte, und nur die Erwähnung dieses Umstandes vergessen wurde. Da Bernheim stets den ganzen unversehrten Sartorius der Einwirkung des elektrischen Stromes aussetzte, wurde bei beabsichtigter

querer Durchströmung durch die unregelmässigen Muskelenden das Auftreten von Längscomponenten des Stromes im Muskel befördert, so dass hierdurch das Resultat der Versuche beeinflusst werden konnte.

Eingehender beschäftigte sich Sachs mit der Untersuchung der Erregung des unter einem Winkel von 90 Grad vom elektrischen Strome durchflossenen Muskels. Dieser Forscher kam durch seine Versuche zu einem Resultat, welches dem von Bernheim gefundenen geradezu entgegensteht. Er beobachtete nämlich, dass der Muskel gleiche Erregbarkeit für quere wie für longitudinale Durchströmung besitze. Die von Sachs angewandte Untersuchungsmethode bietet jedoch berechtigte Zweifel, ob ein rein quer den Muskel durchfliessender elektrischer Strom wirksam gewesen ist. Zwei Nadelspitzen dienten in diesen Versuchen als Electroden und wurden so mit dem Muskel in Berührung gebracht, dass ihre Verbindungslinie in genau querer Richtung die Muskelfasern schnitt, also auch ein durch dieses Nadelpaar gehender Strom in einer im wesentlichen queren Richtung die Muskelfasser durchfliessen musste. Sachs war nunmehr der Ansicht, dass die Stromstärke, welche eine minimale Erregung des Muskels bei querer Durchströmung hervorrufe, allein durch den elektrischen Verbindungsfaden der beiden Electrodenspitzen wirke. Es würde das aber nur dann zutreffend sein, wenn die Erregung nicht an den beiden Polen lokalisiert wäre, sondern etwa in der Mitte der Stromfäden stattfände, denn hier besitzt der direkte elektrische Verbindungsfaden der beiden Pole eine grössere Intensität, als die weiter entfernteren Stromescurven an der entsprechenden Stelle. Da aber die Erregung stets im Bereich der Kathode und Anode stattfindet, unmittelbar an den Polen aber die Längscomponenten des Stromes dieselbe Intensität besitzen wie die Quercomponenten, so können die zur Beobachtung gelangten Erregungen ebenso sehr als Einwirkung der Längscomponenten des Stromes wie der Quercomponenten angesehen werden. Hierzu kommt noch der Umstand, dass bei dem eingeschlagenen Versuchsfahren eine ungenügende Spannung der Muskelfasern und damit eine leichtere Einwirkung der Längscomponenten auf den natürlichen Längsschnitt der Fasern nicht vermieden werden konnte.

Durch eine vielleicht zu peinliche Berücksichtigung des von Hermann gefundenen Widerstandsunterschiedes des von dem electrischen Strome longitudinal durchflossenen Muskels gegenüber dem querdurchströmten fand später Tschirjew ein ähnliches Resultat wie Sachs. Aus den direkten Beobachtungen Tschirjews ersieht man zwar, dass zur Erregung des Muskels bei querer Durchströmung eine grössere Stromstärke nötig war, als bei longitudinaler; jedoch wurde dies Verhältnis

durch Einführung des veränderten Widerstandes nach der Hermann'schen Zahl in das gefundene Resultat aufgehoben und durch Berechnung bewiesen, dass der Muskel für quere Durchströmung sogar noch erregbarer sei als für longitudinale. Zu den Versuchen dieses Forschers wurde die sog. Trogmethode in Anwendung gebracht. An die beiden Enden des ausgeschnittenen Muskels wurden Seidenfäden gebunden und der so mit einem Zuckungstelegraphen verbundene Muskel in einen mit kochsalzlösung gefüllten Trog getaucht, welcher von parallelen Stromfäden durchzogen wurde. Es ist klar, dass durch das Anbinden der Seidenfäden an die Enden des Muskels ein bedeutender Eingriff in die Structur der Faserenden geschah und dadurch die Erregbarkeit in longitudinaler Richtung geschädigt wurde. Tschirjew musste daher viel zu grosse Stromstärken bei longitudinaler Durchströmung in Anwendung bringen, um eine minimale Erregung des Muskels zu bekommen. Das Erregbarkeitsverhältniss musste sich folglich zu Gunsten der Querdurchströmung ändern. Bei den Controllversuchen, zu welchen kleine quadratisch ausgeschnittene Muskelstückchen zwischen breite Electroden gelegt wurden, war. da der Strom in einen künstlichen Querschnitt eintrat, die Längserregbarkeit herabgesetzt, bei querer Durchströmung aber in folge der ungenügenden Spannung der Fasern das Entstehen von Längscomponenten erleichtert. Sodann ist nachdrücklich hervorzuheben, dass bei querer Durchströmung des unversehrten Muskels die parallelen Stromfäden die Muskelfasern nie in ihrer ganzen Ausdehnung vollständig quer treffen können, weil diese an beiden Enden des Muskels mehr oder weniger convergieren.

Nach Tschirjew stellte Giuffrè unter Leitung von L. Hermann weitere Untersuchungen in der Frage der Quererregbarkeit des Muskels an und fand ein gleiches Ergebniss wie Bernheim, nämlich eine Verminderung der Erregbarkeit bei genau querer Durchströmung. Giuffrè versuchte die Schwierigkeiten, welche die unregelmässigen Enden des Muskels mit sich bringen, dadurch zu beseitigen, dass er nur den parallelfaserigen Teil des Sartorius in den Reiztrog eintauchte. Durch dieses Verfahren musste er jedoch, wie er selbst zugiebt, neue Uebelstände hervorrufen, da an den Stellen, wo der Muskel in die Flüssigkeit eintauchte, Unregelmässigkeiten der Stromcurven an der Oberfläche der Flüssigkeit entstanden. Zu denjenigen Versuchen, bei welchen Giuffrè ausgeschnittene Muskelstückchen in einen Kreis schaltete, sind dieselben Bemerkungen zu machen, wie zu den Tschirjew'schen Controllversuchen. Den Einfluss des Widerstandsunterschiedes suchte Giuffrè durch Einschaltung von zwei Muskeln in den Stromkreis aufzuheben, welche hinter einander, der eine quer, der andere longitudinal, vom electrischen Strome durchflossen wurden. Giuffrè ge-

lang es nicht, die von ihm gesuchte „transversale Unerregbarkeit“ des Muskels nachzuweisen; jedoch spricht auch er die wohlberechtigte Vermuthung aus, dass die bei querer Durchströmung zur Beobachtung gekommenen Zuckungen die Folge entstehender Längscomponenten des electrischen Stromes sein könnten.

Eigene Versuche.

Wie wir aus dieser Betrachtung sehen, haben die bis jetzt angestellten Untersuchungen über die Erregbarkeit des Muskels bei einer electrischen Durchströmung unter verschiedenen Winkeln ein vollständig befriedigendes Resultat noch nicht ergeben; deshalb dürfte eine erneute Behandlung dieses Gegenstandes erwünscht sein und manches zur Aufklärung in dieser Sache beitragen. Ich stellte daher unter Leitung des Herrn Prof. Bernstein eine Reihe von Versuchen an, in welchen die Erregung des Muskels bei einer electrischen Durchströmung unter gewissen Winkeln, insbesondere von 0°, 45° und 90° geprüft wurde. Die Art der Stromzuleitung, sowie die Zurichtung des Muskels, war je nach Bedürfniss eine wechselnde.

Zu allen Versuchen wurde das Sartoriuspräparat vollkommen curarisierter Frösche verwendet. Bei der Präparation vermied ich sorgfältig jede Verletzung des Muskels und liess die beiden Enden desselben mit Knochenstückchen in Verbindung, so dass sie zur Befestigung des Präparates dienen konnten. Die Untersuchungen eröffneten eine Reihe von Versuchen über die Längserregbarkeit des Muskels oder die Durchströmung des Muskels unter einem Winkel von 0°.

I. Versuchsreihe.

1. Abtheilung.

Zu den ersten Versuchen dieser Reihe wurde der constante Strom verschiedener Daniell'scher Elemente als Reizmittel benutzt. Geschlossen und geöffnet wurde der Strom durch einen in den Kreis eingeschalteten Quecksilberschlüssel, während eine ebenfalls in den Stromkreis eingefügte Pohl'sche Wippe die Veränderung der Stromesrichtung im Muskel ermöglichte. Die auf- und absteigende Richtung bezieht sich auf die anatomische Lage des Muskels, erstere ist dem Beckenende und letztere dem tibialen Ende des Muskels zugewendet. Der electrische Strom wurde dem Muskel vorläufig durch einfache Dratelectroden zugeleitet, welche mit den Knochenstückchen in

geeigneter Weise in Verbindung gebracht waren. Der Muskel selbst, in ein Myographion eingespannt, zeichnete seine Zuckungen auf eine beliebig mit der Hand fortbewegbare berusste Trommel auf. Das Myographion bestand aus einem Fick'schen Hebel von etwa 130 mm Länge, an dessen Axe sich ein Röllchen von 8 mm Radius befand. Der Muskel zog an dem Hebel in einer Entfernung von etwa 50 mm von der Axe, während das Röllchen meist mit einem Gewicht von 25 Gramm belastet war. Die directe Belastung des Muskels betrug also ungefähr 4 Gramm, welche gerade dazu ausreichten, um die Muskelfasern zu strecken. Die Vergrösserung der Zuckung durch den Zeichenhebel war etwa eine 2,6 fache.

Bevor ich jedesmal das Resultat der Versuche mit Worten ausspreche, will ich das Ergebnis ein oder mehrerer als Beispiel dienender Versuche in Tabellen wiedergeben, in welchen die vergrösserten Zuckungen nach Millimetern angegeben werden.

Beispiel 1.

Anzahl der Elemente. Daniell.	Richtung d. Stromes im Muskel.	Schliessungs-zuckung. mm	Tetanus. mm	Oeffnungs-zuckung. mm
3	absteigend	13	2	—
3	aufsteigend	6	1	—
3	abst.	10	1	—
3	aufst.	5	1	—
4	aufst.	8	2	—
4	abst.	21	3	—

Beispiel 2.

Anzahl der Elemente. Daniell.	Richtung d. Stromes im Muskel.	Schliessungs-zuckung. mm	Tetanus mm	Oeffnungs-zuckung. mm
2	ab- u. aufst.	—	—	—
3	aufst.	13	4	—
3	abst.	14	5	—
3	aufst.	13	4	—
3	abst.	13	4	—
4	aufst.	18	6	34
4	abst.	44	7	—
4	aufst.	13	6	28,5
4	abst.	42	7	—
4	aufst.	15	8	29
4	abst.	41	7	10

Wie wir aus den angeführten Beispielen sehen, lautet das Ergebnis dieser Versuche folgendermaassen: Wird der unversehrte curasirte Musc. Sartorius vom constanten Strom durchflossen, so beobachtet man, dass die Schliessungszuckung des im Muskel absteigenden Stromes grösser ist als die Schliessungszuckung des aufsteigenden Stromes. Oeffnungszuckungen treten erst bei stärkeren Strömen und dann früher bei aufsteigender als absteigender Stromesrichtung auf.

Bei anderer Gelegenheit beobachtete ich ein analoges Resultat bei Anwendung des Inductionsstromes. Ich schalte ein Beispiel dieser Versuche hier ein. Der Muskel wurde durch den Schliessungsinductionsstrom und durch den Oeffnungsinductionsstrom gereizt. Als Stromquelle diente 1 Daniell für die primäre Spirale.

Beispiel 3.

Rollen-entfernung. mm	Zuckung durch den Schliessungs-schlag. mm	Richtung des Schliessungs-schlages im Muskel.	Zuckung d. d. Oeffnungs-schlag. mm	Richtung d. Oeffnungs-schlages im Muskel.
170	—	abst.	3,5	aufst.
170	—	aufst.	5	abst.
150	—	abst.	9,5	aufst.
150	—	aufst.	11	abst.
130	1,5	abst.	9	aufst.
130	—	aufst.	7,5	abst.
100	6	abst.	4	aufst.
100	—	aufst.	7	abst.
80	3,5	abst.	4	aufst.
80	2	aufst.	5,5	abst.
60	4	abst.	3	aufst.
60	2	aufst.	5	abst.
40	4	abst.	3	aufst.
40	3	aufst.	4	abst.

Der absteigende Oeffnungsschlag hat fast durchweg eine stärkere Wirkung als der im Muskel aufsteigende. Erregung durch schwächere Schliessungsschläge stellt sich nur bei absteigender Richtung derselben ein. Erfolgen Erregungen durch den Schliessungs- und Oeffnungsschlag bei derselben Rollenentfernung, so kann sogar eine grössere Erregung durch den Schliessungsschlag stattfinden, wenn ersterer eine im Muskel aufsteigende, dieser aber absteigende Richtung besitzt.

Diese uns bei den angeführten Versuchen entgegentretende Erscheinung erklärt sich offenbar aus der eigentümlichen Gestalt des Muskels. Nur die Unregel-

mässigkeiten der Muskelenden verursachen die verschiedene Wirkung des Stromes, je nachdem er eine im Muskel auf- oder absteigende Richtung besitzt. Dass eine jede Erregung, welche an dem schmalen tibialen Muskelende stattfindet, (durch die Schliessung des abwärts und die Oeffnung des aufwärts gerichteten constanten Stromes, ferner durch den abwärts gerichteten Inductionsstrom) eine stärkere ist als die an dem breiten Beckenende ausgelöste Erregung (durch die Schliessung des aufwärts und die Oeffnung des abwärts gerichteten constanten Stromes, ferner durch den aufwärts gerichteten Inductionsstrom) beruht auf dem Umstande, dass der geringere Querschnitt, welchen das schmale tibiale Ende des Muskels besitzt, eine grössere Dichtigkeit des Stromes an dieser Stelle zur Folge hat, während an dem breiten Beckenende die Stromesdichtigkeit notwendigerweise geringer sein muss. Ausserdem dürfte jedenfalls der convergirenden Anordnung der Muskelfasern einige Bedeutung für die verschiedene Wirkung des elektrischen Stromes je nach seiner Richtung in dem Muskel zugemessen werden; denn der elektrische Strom tritt an dem tibialen Muskelende nicht nur in den natürlichen Querschnitt, sondern auch theilweise in den natürlichen Längsschnitt ein. An dem Beckenende dagegen findet eine Einwirkung auf den natürlichen Längsschnitt des Muskels wahrscheinlich weit weniger statt. Auch dieser Umstand kann, wie aus nachfolgenden Resultaten hervorgeht, zu einer Begünstigung der Erregungen an dem schwächeren tibialen Sehnenende führen.

Diese Erscheinung ist für die folgenden Untersuchungen von Wichtigkeit, da bei allen das gleiche Muskelpräparat, der Sartorius des Frosches verwendet wurde.

2. Abtheilung.

Wenn wir bei der longitudinalen elektrischen Durchströmung des Muskels schon den störenden Einfluss der unregelmässigen Muskelenden empfanden, so würden dieselben noch weit grössere Schwierigkeiten bei der Durchströmung des Muskels unter einem Winkel verursacht haben. Es muss daher vor allem daran gedacht werden, die Einwirkung des elektrischen Stromes auf die unregelmässigen Faserenden zu verhindern. Dieser Zweck wurde dadurch erreicht, dass vermittelst eines heissen Drates die beiden Muskelenden wärmestarr gemacht wurden, sodass nur noch der mittlere parallelfaserige Theil des Sartorius lebend verblieb. Dieses Abtöten der Faserenden des Muskels zog natürlicherweise eine Veränderung der Erregbarkeit des longitudinal durchströmten Muskels nach sich. Um eine annähernde Vergleichung des Ergebnisses herbeizuführen, wenn der Muskel einmal von der toten, das andere mal von der lebenden Substanz aus vom elektrischen Strome durchflossen wurde, mussten bei diesen

Versuchen die Electroden, welche aus Schlingen von feinen Kupferfäden bestanden, durch Verschieben abwechselnd an die tote und die lebende Substanz angelegt werden. Bei Anlegung der Electroden an die tote Substanz trat der elektrische Strom an den künstlichen Querschnitten, bei Anlegung an die lebende Substanz an den natürlichen Längsschnitten des Muskels ein und aus.

Beispiel 1 a.

Strom = 4 D. Anlegung der Electroden an die tote Substanz.

Richtung d. Stromes im Muskel.	Schliessungszuckung. mm	Tetanus. mm	Oeffnungszuckung. mm
aufst.	4	2	—
abst.	5	1	—
aufst.	3	2	—
abst.	4	1	—

Beispiel 1 b.

Strom = 4 D. Anlegung der Electroden an die lebende Substanz.

Richtung d. Stromes im Muskel.	Schliessungszuckung. mm	Tetanus. mm	Oeffnungszuckung. mm
aufst.	24	3	7
abst.	26	1	—
aufst.	7	4	9
abst.	25	1	—
aufst.	10	8,5	13
abst.	24	5	4,5

Beispiel 2 a.

Strom = 4 D. Anlegung der Electroden an die tote Substanz.

Richtung d. Stromes im Muskel.	Schliessungszuckung. mm	Tetanus. mm	Oeffnungszuckung. mm
aufst.	—	—	—
abst.	—	—	—
aufst.	—	—	—
abst.	—	—	—

Beispiel 2 b.

Strom = 4 D. Anlegung der Electroden an die lebende Substanz.

Richtung d. Stromes im Muskel.	Schliessungszuckung. mm	Tetanus. mm	Oeffnungszuckung. mm
aufst.	6,5	4	7
abst.	14	7	—
aufst.	8	5	6,5
abst.	14	3	4

Tritt der elektrische Strom von der toten Substanz aus an den künstlichen Querschnitten des Muskels ein und aus, so zeigt sich keine oder doch nur eine geringe Erregung, während dieselbe Stromstärke bei Ein- und Austritt in die noch lebende Muskelsubstanz, den natürlichen Längsschnitt, Schliessungszuckungen, Tetanus und Oeffnungszuckungen hervorruft. Die geringen Erregungen, welche, wenn auch selten, bei Reizung von der toten Substanz aus zur Beobachtung kommen, scheinen entweder eine Folge der Einwirkung des elektrischen Stromes auf noch nicht zerstörte Faserenden des Muskels zu sein oder sie rühren von unregelmässiger nicht

parallel fasriger Gestaltung des Muskels her; denn es lässt sich bei diesen Zuckungen regelmässig ein Unterschied in ihrer Grösse bemerken, je nachdem sie der absteigende oder aufsteigende Strom veranlasste. Diese Zuckungen bei Ein- und Austritt des Stromes in die künstlichen Querschnitte zeigen sich gewöhnlich nur in dem ersten Versuche nach der Abtötung; bei Wiederholung des Versuches an demselben Präparate blieben sie dagegen aus. Es könnte sich diese Erscheinung daraus erklären, dass inzwischen von den abgetöteten Enden der Absterbungsprocess weiter vorgeschritten ist und die etwaigen vorher noch unversehrten Faserenden zerstört hat.

Dass der Ein- und Austritt des elektrischen Stromes in die künstlichen Querschnitte des Muskels weit weniger wirksam ist, als seine Einwirkung auf die natürlichen Längsschnitte ist zuerst von Biedermann nachgewiessen worden. Es wird dieses wichtige Factum durch nachfolgende Versuche bestätigt und mannigfach erweitert werden.

Die Biedermann'schen Versuche habe ich mehrfach wiederholt und vollkommen bestätigt gefunden. Dieselben bestehen bekanntlich darin, dass man die eine Electrode an das abgetötete Sehnenende, dle andere an den lebenden Längsschnitt des Muskels bringt. Während nun beim unversehrten Muskel die Schliessung des nach dem Sehnenende hingerichteten und die Oeffnung des von dem Sehnenende abgewendeten Stromes starke Erregungen hervorruft, sind dieselben nach Abtötung dieses Endes entweder ganz aufgehoben oder doch wesentlich geschwächt. Die zuletzt angeführten und noch nachfolgenden Versuche unterscheiden sich aber von denen Biedermanns dadurch, dass der Strom nicht dem Querschnitt und Längsschnitt, sondern von zwei Querschnittten aus- zu und abgeleitet wurde. Die letztere Anordnung ist deshalb gewählt worden, damit sich nicht der Muskelstrom zu dem erregenden addirt oder von ihm subtrahirt. Bei schwachen Strömen kommt dieser Umstand wesentlich in Betracht, wie dies schon Hering angegeben hat.

3. Abtheilung.

Die bisherigen Versuche konnten nur als vorläufige betrachtet werden, da in ihnen auf mehrere Fehlerquellen keine Rücksicht genommen war. Erstens war bei der Anlegung der Electroden an lebende und tote Stellen des Muskels der Widerstand im Kreise ein verschiedener und sogar zu Ungunsten der Reizung von den abgetöteten Enden aus wegen der grösseren intrapolaren Strecke ein grösserer. Zweitens waren der Bequemlichkeit halber Metallelectroden beibehalten worden, deren Polaresation störend wirken konnte.

In den folgenden Versuchen wurde nun, um die Stromstärke im Muskelkreise constant zu erhalten, ein kleiner Multiplicator und ein Siemens'scher Widerstandskasten in den Stromkreis eingeschaltet. Den constanten Strom lieferten zu diesen Versuchen kleine Grove'sche Elemente, welche schon an und für sich einen bedeutenden Widerstand besitzen. Die Zuführung des Stromes zum Muskel geschah durch unpolarisirbare Fadenelectroden. Ein amalgamirter Zinkstreifen war von einem Wollfaden umwickelt, welcher mit conc. Zinksulfatlösung getränkt wurde. Ein zweiter, mit Kochsalzlösung befeuchteter Faden wurde um das umwickelte Zinkstäbchen geschlungen und leitete den Strom von da zum Muskel.

Die Widerstandsveränderung, welche uns der Ausschlag der Multiplicatornadel anzeigte, war derart, dass zur Herstellung gleicher Stromstärken für beide Versuchsarten bei Reizung der lebenden Substanz etwa 4000—4900 Siemens'sche Widerstandseinheiten eingeschaltet werden mussten.

Beispiel 1.

Anzahl der Elemente. Grove.	Anlegung d. Electr. a. d. leb. od. tote Substanz.	Einschalt. Siem. Widerstände.	Ablenk. der Multiplicat.-nadel. Grad.	Schliess.-zuckung. mm	Tetanus. mm	Oeffnungs-zuckung.	Entf. d. Elect. v. einander. mm
7	tot	4900	12	27	14	—	38
3	tot	4900	6	15	2	—	38
2	leb.	4900	1	15	5	—	18
2	tot	—	1	—	—	—	38
2	leb.	4900	1	14	4	—	9
2	tot	—	1	—	—	—	37
2	leb.	4900	1	—	—	—	9
2	leb.	—	4	7	6	—	6
2	leb.	4900	2	7	4	—	6
2	tot	—	1	—	—	—	40

* Das Präparat wird befeuchtet.

Beispiel 2 a.

Strom = 2 Grove. Stromesrichtung im Muskel absteigend.

Anlegung d. Electr. a. d. leb. od. tote Substanz.	Einschalt. Siem. Widerstände.	Ablenk. der Multiplicat.-nadel. Grad.	Schliess.-zuckung. mm	Tetanus. mm	Oeffnungs-zuckung.	Entf. d. Elect. v. einander. mm
tot	—	3	—	—	—	44
leb.	4900	1,5	11	3	—	17
tot	—	3	—	—	—	37
leb.	4000	3	11,5	4,5	—	14
tot	—	3	—	—	—	39
leb.	4000	3,5	12	5	—	14
tot	—	4	—	—	—	44
leb.	4500	4	9	5	—	8

Beispiel 2 b.

Strom = 2 Grove. Stromesrichtung im Muskel aufsteigend.

Anlegung d. Electr. a. d. leb. od. tote Substanz.	Einschalt. Siem. Widerstände.	Ablenk. der Multiplicat.-nadel. Grad.	Schliess.-zuckung. mm	Tetanus. mm	Oeffnungs-zuckung.	Entf. d. Elect. v. einander. mm
tot	—	2	—	—	—	41
leb.	4000	3	8	3	—	10
tot	—	2	—	—	—	44
leb.	4000	2,5	4	3,5	—	10
tot	—	2	—	—	—	44
leb.	4000	3	—	3,5	—	9

In den beiden nachfolgenden Versuchen, welche später von Herrn Prof. Bernstein angestellt worden sind, war die Beobachtungsmethode eine mehrfach verbesserte. Statt des nicht sehr empfindlichen kleinen Multiplicators wurde der du Bois'sche Multiplicator in einen passenden Nebenkreis der erregenden Kette eingeschaltet und bei jeder Schliessung der erste Ausschlag der Nadel abgelesen. Die beiden Hälften der Windungen waren nebeneinander angeordnet und bildeten zu einem im Hauptkreise befindlichen Widerstand von 20 Siemens eine Nebenschliessung. Durch einen Stromwender zum Multiplicator wurde auch dafür gesorgt, dass die Ablenkung bei jeder Stromesrichtung im Muskel nach derselben Seite erfolgte.

Statt des Fick'schen Myographen und der Zeichentrommel wurde das Pflüger'sche Myographion in etwas abgeänderter Gestalt gebraucht. Eine über dem Hebel in einiger Entfernung aufgestellte grössere feuchte Kammer verhütete die in den vorigen Versuchen sehr lästige Austrocknung der zuleitenden Faden, durch die sich der Widerstand im Kreise beständig änderte. Der Strom wurde durch du Bois'sche unpolarisirbare Electroden, welche auf dem Boden der feuchten Kammer standen, und von den Thonspitzen derselben aus durch passend umschlungene feuchte Baumwollenfäden dem Muskel zugeführt. Die Belastung betrug nach Aequilibrirung des Hebels 5 Gramm. Der Hebel zeichnete mit seinem Stift auf berusstem Glanzpapier in zweifacher Vergrösserung.

Die Schliessung des Stromes wurde durch einen Pflüger'schen Fallapparat (in verkleinerter Form) besorgt, die Oeffnung durch Hebung des Hammers mit der Hand. In dem Hauptkreise befanden sich, wie vorher, ein Siemens'scher Widerstandskasten zur Ausgleichung des Muskelwiderstandes, daneben die oben erwähnten 20 Siemens zur Ableitung nach dem Multiplicator.

Beispiel 3.

Lebende intrapolare Strecke = 10 mm, Länge des Muskels = 40 mm.

Nr.	Anlegung d. Electr. a. d. leb. od. tote Substanz.	Strom und Richtung. Daniell.	Schliessungs-zuckung. mm	Tetanus.	Oeffnungs-zuckung. mm	Ablenkung a. Multiplic. Grad.	Siemens'sche Widerstände.
1	tot	6 abst.	—	—	—	28	—
2	tot	6 abst.	—	—	—	28	—
3	leb.	6 abst.	3	0,5	2,5	32	5000
4	leb.	6 abst.	1	—	2,5	28	9000
5	leb.	6 aufst.	6	1	—	36	9000
6	leb.	4 aufst.	1	—	—	25	9000
7	leb.	4 abst.	—	—	—	20	9000
8	leb.	4 abst.	—	—	—	22	5000
9	leb.	6 abst.	0,5	—	1	30	5000
10	leb.	6 aufst.	5,6	1	1	31	5000
11	leb.	6 aufst.	5	1	—	30	7000
12	leb.	6 aufst.	4,5	0,5	—	28	9000
13	tot	6 aufst.	—	—	—	36	—
14	leb.	6 aufst.	2	0,3	—	32	9000

Beispiel 4.

Lebende intrapolare Strecke = 10 mm, Länge des Muskels = 45 mm.

Nr.	Zuleitung.	Strom und Richtung. Kl. Grove.	Schliessungs-zuckung. mm	Tetanus.	Oeffnungs-zuckung. mm	Ablenkung a. Multiplic. Grad.	Siemens'sche Widerstände.
1	tot	6 aufst.	3	—	—	52	—
2	tot	3 aufst.	—	—	—	30	—
3	tot	4 aufst.	—	—	—	37	—
4	tot	5 aufst.	—	—	—	45	—
5	tot	5 abst.	—	—	—	46	—
6	leb.	2 abst.	3,7	0,5	—	23	—
7	leb.	2 aufst.	1,5	0,5	—	23	—
8	leb.	3 abst.	3,8	1	—	33	—
9	leb.	3 abst.	1,2	0,5	—	32	1000
10	leb.	3 aufst.	2,8	0,8	—	32	2000
11	leb.	3 aufst.	1	0,5	—	29	5000
12	leb.	4 aufst.	1,2	0,5	—	37	5000
13	leb.	4 abst.	3,2	1,8	—	37	5000
14	leb.	5 abst.	3,5	0,5	—	44	5000
15	leb.	5 aufst.	3	0,5	—	45	5000
16	tot	5 aufst.	—	—	—	38	—
17	tot	6 aufst.	—	—	—	45	—
18	tot	6 abst.	—	—	—	48	—
19	leb.	5 aufst.	1,2	0,7	—	42	5000
20	leb.	5 abst.	2	0,5	—	44	5000

Es fand sich in diesen Versuchen, dass bei Durchströmung des Muskels von der toten Substanz aus, also bei Ein- und Austritt des Stromes in die künstlichen Querschnitte, eine Stromstärke, welche von den natürlichen Längsschnitten aus Schliessungszuckung und Tetanus hervorrief, keine Erregung des Muskels verursachte. Nur ein Strom von grosser Intensität veranlasste auch in diesem Falle Zuckungen. Indessen erschienen diese Zuckungen auch hier nur während der ersten Versuche nach der Abtötung, später blieben sie aus. Deshalb könnte man wieder an den Einfluss noch nicht vollkommen abgetöteter Faserenden des Muskels denken. Wahrscheinlicher ist es aber, dass starke Ströme wegen ihres unregelmässigen Verlaufes mehrfache kathodische und anodische Stellen an den lebenden Längsschnitten der Fasern bilden.

4. Abtheilung.

Dieser Theil der Versuche unterscheidet sich von der vorhergehenden Abtheilung nur dadurch, dass in ihm der Inductionsstrom als Reizmittel benutzt wurde; im übrigen blieb die Tendenz der Versuche dieselbe. Ein Daniell lieferte den Strom für die primäre Spirale. In dem primären Stromkreis war wiederum ein Quecksilberschlüssel zum öffnen und schliessen des Stromes, im secundären Stromkreis die Pohl'sche Wippe zur Veränderung der Stromesrichtung im Muskel, ferner der Siemens'sche Widerstandskasten und ein du Bois'scher Schlüssel eingeschaltet. Die sonstige Anordnung des Muskels im Stromkreis blieb unverändert wie in der ersten Versuchsreihe. Abwechselnd wurde der Strom von den abgetöteten Enden aus in den Muskel geschickt, abwechselnd direct in die lebende Substanz. Die Zuleitung vermittelten wieder die oben beschriebenen unpolarisirbaren Fadenelectroden.

Bei Reizung der lebenden Substanz wurde zur Ausgleichung der Widerstandsverhältnisse, die bei den letzten Versuchen gefundene Anzahl Siemens'scher Widerstandseinheiten = 4900 eingeschaltet. Später führte ich jedoch einen zweiten, an beiden Enden abgetöteten, auf einem Korkplättchen ausgespannten Sartorius mittelst unpolarisirbarer Thonelectroden als integrierenden Bestandtheil in den secundären Stromkreis ein. Es geschah dies in der Weise, dass bei Reizung der lebenden Substanz der ganze zweite Muskel einschliesslich der abgetöteten Enden sich im Stromkreis befand, bei Reizung von der toten Substanz aus jedoch nur der mittlere lebende, parallelfaserige Theil des zweiten Muskels. Es wurde darauf geachtet, dass die eingeschalteten Muskellängen immer abwechselnd dieselben waren. Beide Methoden der Widerstandsausgleichung können freilich keinen Anspruch auf Genauigkeit machen,

da die Stromstärken nicht direct gemessen wurden; doch reichten sie bei richtig gewählten intrapolaren Strecken des Muskels jedenfalls aus, um das für den constanten Strom erhaltene Resultat auch für den inducirten Strom zu bestätigen. Eine Messung der Ablenkungen des letzteren mit einem Galvanometer hätte den Versuch in diesem Falle unnütz complicirt.

Beispiel 1.

Strom der primären Spirale = 1 Daniell.

Anlegung d. Electr. a. d. leb. od. tote Substanz.	Zuck. d. d. Schliessungsschlag. mm	Zuckung d. d. Oeffnungsschlag. mm	Rollenentfernung. mm	Einschalt. Siem. Widerstände.	Entf. d. Elect. v. einander. mm
tot	—	—	170	—	40
leb.	5,5	8,5	170	4900	15
tot	—	—	170	—	40
leb.	4,5	8	170	4900	9
* leb.	7	6,5	170	4900	9
tot	—	—	170	—	40
tot	—	—	150	—	38
leb.	—	11	150	4900	15
tot	—	—	150	—	38
leb.	8	10	150	4900	15
tot	—	—	150	—	38
leb.	—	4,5	150	4900	15
tot	—	—	130	—	37
leb.	1	4	130	4900	18
* leb.	9	—	130	4900	18
tot	—	—	130	—	37
leb.	2	6	120	4900	17
tot	—	—	120	—	38
leb.	—	5	120	4900	17
tot	—	—	120	—	32

* Wechsel der Stromesrichtung.

Beispiel 2.

Anlegung d. Electr. a. d. leb. od. tote Substanz.	Zuck. d. d. Schliessungsschlag. mm	Zuckung d. d. Oeffnungsschlag. mm	Rollenentfernung. mm	Anlegung d. Thonelect. a. d. Widerst.-muskel.
tot	—	—	146	leb.
leb.	—	11	146	tot
tot	—	—	107	leb.
leb.	—	5	107	tot
tot	—	—	84	leb.
leb.	—	4	84	tot

Wie man aus den angeführten Beispielen ersieht, verändert sich das Resultat bei Anwendung des Induktionsstromes durchaus nicht. Der Induktionsstrom lässt den

Muskel bei longitudinaler Durchströmung unerregt, wenn er von der toten Substanz aus an den künstlichen Querschnitten des Muskels ein- und austritt. Der gleichstarke Induktionsstrom ruft dagegen, wenn er unmittelbar in die lebende Substanz den natürlichen Längsschnitt des Muskels eintritt, Zuckungen hervor. Bei allen Ver-Versuchen dieser Reihe war die Erregbarkeit durch die Abtötung der Muskelenden für den in den Querschnitt eintretenden Strom so sehr herabgesetzt, dass bei dieser Reizmethode die angewendeten Stromstärken nie eine Erregung veranlassten. Man dürfte hieraus wiederum schliessen, dass die Erregbarkeit für diesen Fall, wenn nicht total aufgehoben, so doch ausserordentlich herabgesetzt ist.

II. Versuchsreihe.

In den nunmehr folgenden Versuchen wurde der Muskel unter drei verschiedenen Winkeln, von 0°, 45° und 90°, von parallelen elektrischen Stromfäden durchflossen. Es kam hierbei die bekannte Trogmethode zur Anwendung. (Siehe Figur auf beifolgender Tafel.) Ein gefirnisstes parallelepipedisches Holzkästchen, welches 222 mm lang, 106 mm breit und 30 mm hoch war, diente als Reiztrog. Die zwei kleineren gegenüberstehenden Wände waren mit zwei gleich grossen amalgamirten Zinkplatten bekleidet, welche den Strom zuleiteten. In einiger Entfernung parallel mit ihnen durchzogen zwei Gypswände den Trog und schieden so zwei kleinere parallele Räume von dem eigentlichen Troginnern ab. Diese Nebenräume wurden mit concentrirter Zinksulfatlösung gefüllt, zuvor aber die ihnen zugekehrte Seite der Gypswände mit Modellirthon sorgfältig bestrichen, da die Zinklösung leicht durch den Gyps diffundirte. In der Mitte des Troges befand sich auf dem Boden eine Kreistheilung, nach welcher die Richtung des Muskels zu den parallelen Stromfäden bestimmt wurde. Der grössere innere Raum des Kästchens war mit physiologischer Kochsalzlösung gefüllt; in diese wurde der in einen passenden Halter durch Fäden horizontal eingespannte Muskel getaucht. Die Veränderung des Winkels, unter welchem der Muskel vom elektrischen Strom getroffen werden sollte, wurde durch Drehen des Troges herbeigeführt. Der Muskel zog über eine kleine am Halter befestigte Rolle mittelst eines Fadens an einer Marey'schen Trommel und übertrug auf diese Weise seine Zuckungen auf eine Zeichentrommel. Zuerst wurde er unversehrt in den Apparat eingespannt, in die Flüssigkeit getaucht und in den drei Richtungen von 0°, 45° und 90° von parallelen elektrischen Stromfäden durchströmt. Hiernach wurden regelmässig die beiden Muskelenden abgetötet und der Muskel von neuem in diesen drei Richtungen der Wirkung des elektrischen Stromes ausgesetzt. Die in die Flüssigkeit eintauchenden

Enden des Halters nebst dem Röllchen waren von dem Muskel weit genug entfernt, um in diesem keine Ablenkung der Stromescurven zu verursachen.

In den von früheren Beobachtern angestellten Versuchen wurde der Muskel in verschiedenen Winkeln dem Einflusse des elektrischen Stromes ausgesetzt und die Erregbarkeit desselben nach der angewendeten eine minimale Erregung hervorrufenden Stromstärke gemessen; uns schien es jedoch zweckmässiger, um schneller zum Ziele zu kommen, den Muskel unter den drei bestimmten Winkeln von 0°, 45° und 90° von einem Strome von gewisser Stärke durchströmen zu lassen und die Grösse der Zuckungen zu betrachten. Die Anwendung anderer Winkel schien uns überflüssig, da das gefundene Resultat einen Schluss auf den Erfolg bei der Einstellung der dazwischen liegenden Winkel gestattet, andererseits beabsichtigten wir nicht, das Verhältniss der Erregung zur Grösse des Winkels zu bestimmen. Auch die Beobachtung der minimalen Erregung erschien uns unthunlich, da die Aufzeichnung der Zuckungsgrösse bei einer angenommenen Stromstärke leichter und auch zuverlässiger ist, als jene.

Anwendung des constanten Stromes.

Beispiel 1 a.
Strom = 9 Daniell. Reizung des unversehrten Muskels.

Eintritts-winkel des Stromes.	Schliess.-zuckung.	Tetanus.	Oeffnungs-zuckung.
Grad.	mm	mm	mm
0	5	1	—
* 0	7	1	—
45	6	1	—
* 45	6	1	—
90	—	—	—
* 90	—	—	—

* Wechsel der Stromesrichtung.

Beispiel 1 b.
Strom = 9 Daniell. Reizung des an den Enden abgetöteten Muskels.

Eintritts-winkel des Stromes.	Schliess.-zuckung.	Tetanus.	Oeffnungs-zuckung.
Grad.	mm	mm	mm
0	—	—	—
* 0	—	—	—
45	—	—	—
* 45	—	—	—
90	—	—	—
* 90	—	—	—

Beispiel 2 a. Strom = 9 Daniell.
Reizung des unversehrten Muskels.

Eintritts-winkel des Stromes.	Schliess.-zuckung.	Tetanus.	Oeffnungs-zuckung.
Grad.	mm	mm	mm
0	8	1	—
* 0	7,5	1	—
45	8	1	—
* 45	7	1	—
90	—	—	—
* 90	—	—	—

* Wechsel der Stromesrichtung.

Beispiel 2 b. Strom = 9 Daniell.
Reizung des an den Enden durch Abquetschen abgetöteten Muskels.

Eintritts-winkel des Stromes.	Schliess.-zuckung.	Tetanus.	Oeffnungs-zuckung.
mm	mm	mm	mm
0	—	—	—
* 0	—	—	—
45	1,5	—	—
* 45	3	1	—
90	2,5	1	—
* 90	4	1	—

Beispiel 3 a.

Strom = 9 Daniell. Reizung des unversehrten Muskels.

Eintritts-winkel des Stromes. Grad.	Schliess.-zuckung. mm	Tetanus. mm	Oeffnungs-zuckung. mm	Richtung d. Stromes n. d. längsdurch-strömten Ml.
0	5	1	—	aufst.
0	12	1	—	abst.
45	5	1	—	aufst.
45	9	1	—	abst.
90	1	—	—	Wechsel d.
90	2 5	—	—	Str.-Richt.

Beispiel 3 b.

Strom = 9 Daniell. Reizung des an den Enden abgetöteten Muskels.

Eintritts-winkel des Stromes. Grad.	Schliess.-zuckung. mm	Tetanus. mm	Oeffnungs-zuckung. mm	Richtung d. Stromes n. d. längsdurch-strömten Ml.
0	—	—	—	aufst.
0	—	—	—	abst.
45	—	—	—	aufst.
45	—	—	—	abst.
90	—	—	—	Wechsel d.
90	—	—	—	Str.-Richt.

Die Resultate der angeführten Versuche sind folgende:

a) Reizung des unversehrten Muskels:

Wird der unversehrte Sartorius der Länge nach, unter einem Winkel von 0° von parallelen Fäden des constanten Stromes durchflossen, so sieht man stets Schliessungszuckungen und Tetanus auftreten. Oeffnungszuckungen wurden bei den angewendeten Stromstärken niemals beobachtet. Die absteigende Stromesrichtung zeigt sich in ihrer Wirkung überlegen. Diese Erscheinung hat wieder ihre Ursache in den unregelmässigen Muskelenden; an dem tibialen Muskelende treten die Stromfäden in grösserer Ausdehnung aus dem natürlichen Längsschnitt des Muskels aus, als an dem Beckenende. Unterschiede der Dichtigkeit sind bei der Trogmethode an beiden Muskelenden nicht anzunehmen, abgesehen etwa von dem Einfluss der specifischen Widerstände der Muskelsubstanz und Flüssigkeit. Treffen die parallelen Stromfäden den Muskel unter einem Winkel von 45°, so zeigen sich ebenfalls Schliessungszuckungen und Tetanus. Die Grösse dieser Erregungen ist etwas geringer als die bei longitudinaler Durchströmung. Die absteigende Stromesrichtung

giebt sich auch hier als die begünstigte kund. Lässt man endlich den Strom genau quer, unter einem Winkel von 90° den Muskel durchfliessen, so bleibt er in der Regel in Ruhe. Selten findet bei querer Durchströmung eine schwache Erregung statt, die trotz ihrer geringen Grösse einen Unterschied bemerken lässt, sobald die Stromesrichtung verändert wird.

b) Reizung des an den Enden abgetöteten Muskels.

Sind die beiden Muskelenden durch einen heissen Drat wärmestarr gemacht und wird jetzt der Muskel in dem Trog von parallelen Stromfäden durchzogen, so ändert sich das Resultat total. Es bleibt jetzt der Muskel sowohl bei longitudinaler Durchströmung, als auch bei der Durchströmung unter einem Winkel von 45° und 90°, folglich unter einem jeden beliebigen Winkel, in Ruhe.

Nach einer unvollkommenen Abtötung der Muskelenden z. B. durch Abquetschen war in einem Falle die Erregbarkeit des Muskels für die drei angeführten Durchströmungsarten noch nicht ganz erloschen. Die hier auftretenden Zuckungen sind daher die Folge einer Erregung der in ihrer Structur noch unversehrt gebliebenen Faserenden.

Dass der Muskel nach der Abtötung an den Enden während der Anstellung der Versuche in seinem mittleren lebenden Theil noch erregbar war für Ströme von derselben Intensität und Dichtigkeit, von denen er in der Flüssigkeit durchflossen wird, wurde bei allen Versuchen dieser Reihe durch Reizung der mittleren Muskelpartie ausserhalb der Flüssigkeit und zwar durch einen Stromzweig derselben nachgewiesen. Es wurden zu diesem Zwecke auf dem Boden des Troges zwei kleine Thonspitzen aufgesetzt, welche aus der Flüssigkeit herausragten. Der aus dem Troge herausgenommene Muskel wurde nun mit seinem lebenden Mittelstück den Spitzen angelegt und in dieser Weise mit den durch den Trog geleiteten, vorher angewendeten Strömen gereizt. Bei diesem Verfahren fliesst ein Zweigstrom der Flüssigkeit durch den Muskel, welcher annähernd dieselbe Intensität besitzt, wie die Summe der in der Flüssigkeit durch den Muskel ziehenden Stromfäden. Hierbei zeigten sich regelmässig Zuckungen von 3—4 mm Höhe und überzeugten uns so von der noch bestehenden Erregbarkeit des mittleren parallelfaserigen Muskeltheiles für die in Betracht kommenden Muskelstücken. Obgleich die angewendete Kette eine ziemlich kräftige war, so waren die erregenden Stromstärken immerhin nur mittlere in Folge der Vertheilung des Stromes auf den Querschnitt des Troges. Dieses ergiebt sich auch daraus, dass bei den Versuchen wohl Schliessungstetanus aber keine Oeffnungs-

zuckung beachtet wurde. Um diese herbeizuführen, bedarf es so starker Ströme, dass eine Einwirkung unregelmässiger Strömungen nicht mehr ausgeschlossen werden könnte.

Anwendung des Inductionsstromes.

Beispiel 1.

Strom der primären Spirale = 8 Bunsen.

	a. Unversehrter Muskel.				b. Muskelenden abgetötet.				
Eintritts-winkel d. Stromes. Grad.	Zuck. d. d. Schliess.-schlag. mm	Richtung desselb. i. Muskel.	Zuck. d. d. Oeffn.-schlag. mm	Richtung desselb. i. Muskel.	Zuck. d. d. Schliess.-schlag. mm	Richtung desselb. i. Muskel.	Zuck. d. d. Oeffn.-schlag. mm	Richtung desselb. i. Muskel.	Rollen-entfern. mm
0	2,5	abst.	2	aufst.	—	abst.	—	aufst.	120
0	—	aufst.	3,5	abst.	—	aufst.	—	abst.	120
45	—	abst.	—	aufst.	—	abst.	—	aufst.	120
45	—	aufst.	1	abst.	—	aufst.	—	abst.	120
90	—	*	—	*	—	*	—	*	120
90	—		—		—		—		120
90	—	*	—	*	—	*	—	*	90
90	—		—		—		—		90
45	1	abst.	2	aufst.	—	abst.	—	aufst.	90
45	—	aufst.	3	abst.	—	aufst.	—	abst.	90
0	10	abst.	8,5	aufst.	—	abst.	—	aufst.	90
0	8	aufst.	11	abst.	—	aufst.	—	abst.	90

* Wechsel der Stromesrichtung.

Beispiel 2.

Strom der primären Spirale = 8 Bunsen.

	a. Unversehrter Muskel.				b. Muskelenden abgetötet.				
Eintritts-winkel d. Stromes. Grad.	Zuck. d. d. Schliess.-schlag. mm	Richtung desselb. i. Muskel.	Zuck. d. d. Oeffn.-schlag. mm	Richtung desselb. i. Muskel.	Zuck. d. d. Schliess.-schlag. mm	Richtung desselb. i. Muskel.	Zuck. d. d. Oeffn.-schlag. mm	Richtung desselb. i. Muskel.	Rollen-entfern. mm
90	—	*	—	*	—	*	—	*	60
90	—		—		—		—		60
45	—	aufst.	8	abst.	—	aufst.	—	abst.	60
45	5,5	abst.	—	aufst.	—	abst.	—	aufst.	60
0	3	aufst.	8	abst.	—	aufst.	—	abst.	60
0	7	abst.	5	aufst.	—	abst.	—	aufst.	60
0	5	aufst.	9	abst.	—	aufst.	—	abst.	0
0	8	abst.	5	aufst.	—	abst.	—	aufst.	0
45	—	aufst.	4	abst.	—	aufst.	—	abst.	0
45	2	abst.	—	aufst.	—	abst.	—	aufst.	0
90	—	*	—	*	—	*	—	*	0
90	—		—		—		—		0

* Wechsel der Stromesrichtung.

Beispiel 3.

Strom der primären Spirale = 8 Bunsen.

Eintrittswinkel d. Stromes. Grad.	a. Unversehrter Muskel. Zuck. d. d. Schliess.-strom. mm	Richtung desselb. i. Muskel.	Zuck. d. d. Oeffn.-schlag. mm	Richtung desselb. i. Muskel.	b. Muskelenden abgetötet. Zuck. d. d. Schliess.-schlag. mm	Richtung desselb. i. Muskel.	Zuck. d. d. Oeffn.-schlag. mm	Richtung desselb. i. Muskel.	Rollen-entfern mm
0	3,5	abst.	0,5	aufst.	—	abst.	—	aufst.	a = 110, b = 50
0	—	aufst.	6,5	abst.	—	aufst.	—	abst.	„
45	1	abst.	0,5	aufst.	0 5	abst.	—	aufst.	„
45	—	aufst.	2,5	abst.	—	aufst.	0,5	abst.	„
90	1	*	1	*	2	*	1	*	„
90	—		4		0,5		3		„
0	5	abst.	1,5	aufst.	—	abst.	—	aufst.	a = 50, b = 0
0	1	aufst.	6	abst.	—	aufst.	—	abst.	„
45	—	abst.	—	aufst.	1	abst.	—	aufst.	„
45	—	aufst.	2,5	abst.	—	aufst.	1	abst.	„
90	—	*	—	*	1,5	*	1	*	„
90	—		—		0,5		2		„

* Wechsel der Stromesrichtung.

a) Reizung des unversehrten Muskels.

Lässt man parallele Stromfäden des Inductionsstromes den Muskel longitudinal durchfliessen, so zeigen sich bei einer gewissen Stromstärke sowohl Erregungen durch den Schliessungs- wie auch durch den Oeffnungsschlag. Die Stromesrichtung macht sich wieder durch die zu Gunsten des absteigenden Stromes ausfallende Wirkung bemerkbar. Trifft der Strom den Muskel unter einem Winkel von 45°, so sind die zur Beobachtung kommenden Zuckungen kleiner. Zuerst bleibt nach Verminderung der Stromstärke die Erregung durch den aufwärts steigenden Schliessungsschlag, sodann die durch den aufwärts steigenden Oeffnungsschlag, weiterhin die durch den abwärts steigenden Schliessungsschlag und zuletzt die Erregung durch den abwärts steigenden Oeffnungsschlag aus. Ist der Durchströmungswinkel gleich 90°, so bleibt der Muskel in der Regel ohne jede Erregung.

b) Reizung des an den Enden abgetöteten Muskels.

Nach der Abtötung der Enden zeigt die Reizung des Muskels mittelst paralleler Stromfäden des Inductionsstroms keine erregende Wirkung, mag der Durchströmungswinkel gleich 0°, 45° oder 90° sein.

Nur in einem Falle traten Zuckungen bei dem Durchströmungswinkel von 45° und 90° auf. Wahrscheinlich rührte dies von einer schlechten Lagerung und nicht genügenden Spannung des Muskels her, welche eine Schlängelung der Fasern zur Folge hatte, sodass Längscomponenten des Stromes auf den natürlichen Längsschnitt des Muskels wirkten.

Anwendung des tetanisirenden Inductionsstroms.

Beispiel 1.

Strom der primären Spirale = 8 Bunsen.

a. Unversehrter Muskel.

Eintrittswinkel d. Stromes. Grad.	Tetanus. mm	Rollenentfernung. mm
0	11	0
45	2,5	0
90	2	0

b. Muskelenden abgetötet.

Eintrittswinkel d. Stromes. Grad.	Tetanus. mm	Rollenentfernung. mm
0	—	0
45	—	0
90	—	0

Beispiel 2.

Strom der primären Spirale = 8 Bunsen.

a. Unversehrter Muskel.

Eintrittswinkel d. Stromes. Grad.	Tetanus. mm	Rollenentfernung. mm
0	21	50
45	20	50
90	—	50

b. Muskelenden abgetötet.

Eintrittswinkel d. Stromes. mm	Tetanus. mm	Rollenentfernung. mm
0	—	30
45	—	30
90	—	30

Durchströmt der tetanisirende Inductionsstrom den unversehrten Muskel in der Längsrichtung, so stellt sich ein starker Tetanus ein. Ist der Durchströmungswinkel gleich 45°, so ist der auftretende Tetanus schwächer. Bei 90° jedoch riefen die angewendeten Stromstärken meist keine Erregung des Muskels hervor.

Nach Abtötung der Enden antwortet der Muskel bei jedem der verschiedenen

Durchströmungswinkel nicht mehr auf den Reiz des tetanisirenden Stromes, sondern bleibt vollständig in Ruhe, selbst bis zu verhältnissmässig starken Strömen.

Fassen wir kurz das Resultat der vorhergehenden Versuche zusammen, so ergiebt sich folgendes.

Die Erregung des Muskels ist am grössten, wenn er in longitudinaler Richtung von dem elektrischen Strome durchflossen wird, und dieser an den unverletzten Sehnenenden oder dem Längsschnitt der Muskelfasern ein- oder austritt. Sind die Muskelenden im Absterben begriffen, so sinkt die Erregbarkeit für den längsdurchfliessenden Strom, denn er tritt zum Theil in den künstlichen Querschnitt des Muskels ein. Der elektrische Strom, welcher allein auf den künstlichen Querschnitt des Muskels wirkt, ruft keine Erregung hervor. Stellen sich nach begonnenem Absterben der Enden doch noch Erregungen bei longitudinaler elektrischer Durchströmung ein, so rühren sie höchstwahrscheinlich immer von einer Einwirkung des Stromes auf den natürlichen Längsschnitt an dem zugespitzten Faserende her. Erst nach vollständiger Abtötung der unregelmässig gestalteten Muskelenden ist eine solche Einwirkung in der Regel ausgeschlossen, und es bleibt bis zu einer gewissen Stromstärke bei der Längsdurchströmung des Muskels jede Erregung aus. Nur starke Ströme erregen auch in diesem Falle trotz des Eintritts in den verletzten Querschnitt den Muskel zu Zuckungen, jedoch muss man annehmen, dass wegen des nicht absolut parallelen Verlaufs der Ströme und Muskelfasern sich kathodische und anodische Stellen im Muskel bilden, und die Erregungen daher von einer Einwirkung des Stromes auf den unversehrten Längsschnitt der Fasern herrühren.

Die Erregung des unversehrten Muskels, wenn er von parallelen elektrischen Stromfäden unter einem Winkel von 45° durchflossen wird, ist geringer als die bei longitudinaler Durchströmung. Nach der vollkommenen Abtötung der Muskelenden erregt der elektrische Strom bei diesem Eintrittswinkel den Muskel nicht mehr. Da in diesem Falle ebenso wie bei dem unversehrten Muskel die Stromfäden in den natürlichen Längsschnitt des Muskels ein- und austreten, so können bei dem unversehrten Muskel die Erregungen nur an den beiden Enden stattfinden, denn nach Abtötung derselben bleibt die Erregung aus.

Während bei einer Durchströmung des unversehrten Muskels unter einem Winkel von 45° die Erregbarkeit nur vermindert erschien, führte eine Durchströmung des Muskels unter einem Winkel von 90° in der Regel gar keine Erregung herbei. Die sehr selten zur Beobachtung gekommenen Zuckungen bei diesem Durchströmungswinkel, fielen sofort aus nach einer vollkommenen Abtötung der Enden. Eine Einwirkung des elektrischen Stromes, welcher gegen den mittleren Theil des Muskels senkrecht fliesst, auf die Faserenden, kann daher von entstehenden Längscomponenten hergeleitet werden, da an den Enden keine genau quere Durchströmung herbeigeführt werden kann. Eine genau quere Durchströmung der Muskelfaser, wie sie nach Abtötung der Enden stattfindet, ruft keine Erregung des Muskels hervor. Die Unerregbarkeit des Muskels für quer gerichtete Ströme ist hierdurch nachgewiesen.

Neue Theorie

der

Erregungsvorgänge und elektrischen Erscheinungen an der Nerven- und Muskelfaser

von

J. Bernstein.

Mit sieben Holzschnitten.



I.

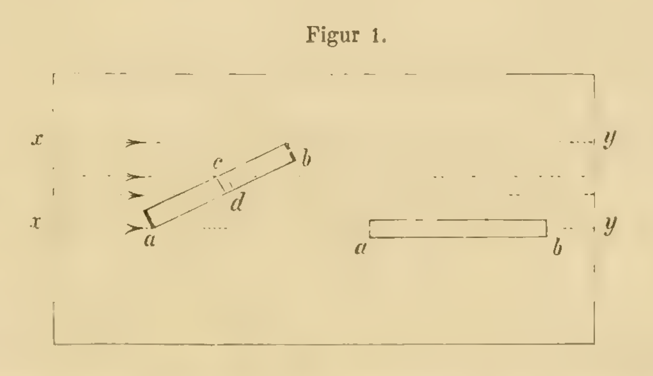
§ 1. Die electrische Durchströmung der Nerven- und Muskelfaser in verschiedener Richtung zur Axe.

Die vorangehende Untersuchung über die Einwirkung des elektrischen Stromes auf die Muskelfaser, deren Axe einen verschiedenen Winkel mit der Stromesrichtung bildet, ist nicht nur eine Bestätigung des schon von Andern erhaltenen Resultates, dass die Muskel- wie die Nervenfaser in der Querrichtung elektrisch unerregbar ist, sondern sie lässt auch noch weitere Schlüsse in Bezug auf die Ursache dieses Verhaltens zu.

Das allgemeine Ergebniss der Untersuchung lässt sich folgendermaassen formuliren.

Eine von zwei künstlichen Querschnitten begrenzte Muskelfaser, welche in ihrer ganzen Ausdehnung von parallelen Stromfäden gleicher Dichtigkeit in beliebiger Richtung durchflossen wird, wird durch dieselben nicht erregt.

Figur 1.



Es sei in nebenstehender Figur 1. die Muskelfaser *a b*, mit künstlichen Querschnitten versehen, in eine Flüssigkeitsmasse getaucht, und werde darin von parallelen gleich dichten Stromfäden *x y* durchflossen, so können wir der Faser jede beliebige Richtung zu diesen Stromfäden geben, ohne dass bei Schliessung und Oeffnung oder während der Dauer des Stromes eine Erregung derselben eintritt. Dies ist nicht nur der Fall, wenn wir sie in der Ebene des Papiers, sondern auch in einer dazu senkrechten gedreht denken, kurzum, wenn wir ihr in der Flüssigkeitsmasse eine ganz beliebige Stellung im Raum geben.

Ganz anders dagegen verhält sich die unversehrte, mit natürlichem Ende begabte Muskelfaser. Sie wird am stärksten erregt durch Ströme, welche der Axe parallel sind, und die Erregung sinkt mit wachsendem Durchströmungswinkel bis zu 90° zu einem Minimum herab. Es ist daher klar, dass in diesem Falle die Erregung nur an den natürlichen Enden stattfindet, dass dagegen an den dazwischen gelegenen Längsschnittspunkten der Faser eine Erregung ebensowenig eintritt, wie an der mit künstlichen Querschnitten versehenen.

Um zu einer Erklärung dieser Erscheinungen zu gelangen, gehen wir von dem hinreichend sicher festgestellten Gesetze aus, dass bei der Schliessung des Stromes die Erregung an der Kathode, bei der Oeffnung desselben an der Anode eintritt. Es geschieht also diese Reizung in jeder Muskelfaser an den anodischen und kathodischen Stellen derselben. Wir gehen ferner von der durch obige Versuche vielfach bestätigten Thatsache aus, dass die Muskelfaser nicht erregt wird, wenn die künstlichen Querschnitte Anode oder Kathode bilden, dass demnach Erregung nur dann erfolgen kann, wenn sich die anodischen oder kathodischen Stellen an dem lebenden Längsschnitt oder den Sehnenenden der Fasern befinden.

Für die von zwei künstlichen Querschnitten begrenzte Muskelfaser können wir zunächst folgenden Satz hinstellen, welcher die Vorgänge unter einem gemeinsamen Gesichtspunkte zusammenfasst: „In einem Querschnittselement der Muskelfaser tritt keine Erregung ein, wenn die Dichtigkeit des Stromes auf der Anoden- und Kathodenseite des Längsschnittes eine gleiche ist.“

Dieser Fall findet ohne Zweifel statt, wenn wir die Muskelfaser in der Flüssigkeit senkrecht zu den Stromfäden lagern. Die in jedem Querschnitt einander gegenüberliegenden anodischen und kathodischen Stellen besitzen absolut gleiche Dichtigkeit. Aber dies letztere ist offenbar auch der Fall, wenn wir jeden beliebigen andern Durchströmungswinkel wählen. Betrachten wir in Fig. 1 das Element *c d* der Faser *a b*, so hat der Stromfaden, welcher bei *c* in den Längsschnitt eintritt, genau dieselbe Dichtigkeit wie der, welcher bei *d* austritt, und der Unterschied dieses Falles gegen die senkrechte Lage besteht nur darin, dass es nicht derselbe Stromfaden ist, welche Anode oder Kathode bildet. Dieser Unterschied kann aber, wie wir noch näher begründen werden, keine Aenderung in der Wirkung des Stromes bedingen. Die gleiche Betrachtung gilt für alle Querschnittselemente bis an den künstlichen Querschnitt.

Wir wollen hieraus zunächst den Satz ableiten, dass anodische und kathodische Stellen gleicher Dichtigkeit sich in jedem Querschnittselement gleichsam gegenseitig in ihrer Wirkung aufheben. Ganz anders ist das Verhalten von Muskelfasern mit

natürlichen Enden oder natürlichem Querschnitt. Es sei *a' b'* eine solche, welche den Winkel Null mit den Stromfäden bildet. Den letzten Querschnitt bei *b'* wollen wir uns der Einfachheit halber auch am Ende senkrecht zur Axe begrenzt denken.*) Der natürliche Querschnitt *b'* verhält sich dem Strom gegenüber ebenso wie der Längsschnitt der Faser, und da sich hier eine Kathode befindet, deren Wirkung in diesem Element durch eine Anode nicht aufgehoben wird, so tritt in demselben beim Schliessen eine Erregung ein. Ebenso bei *a* beim Oeffnen des Stromes. Die Erregung muss ferner schwächer werden, wenn der Durchströmungswinkel wächst, und wird bei 90° nahezu Null. Die Beziehung zwischen Durchströmungswinkel und Erregung würde genau der Cosinus-Funktion entsprechen, wenn man annähme, dass die Erregung der Zahl von Stromfäden (Querschnitt) proportional sei, welche den natürlichen Querschnitt durchfliessen.**) Auf diese Weise wird eine theoretische Ableitung für das zuerst von mir und Bernheim***) aufgestellte Gesetz der Erregung für verschiedene Durchströmungswinkel gegeben sein. Doch bezieht sich das eben gesagte zunächst nur auf die Muskelfaser, welche mit natürlichen Querschnitten begabt ist. Bei der Nervenfaser dagegen, welche der natürlichen Enden entbehrt, ist das Verhältniss ein complicirteres, worauf wir vor der Hand noch nicht eingehen wollen.

§ 2. Zusammenhang der Erscheinungen mit der inneren Polarisation.

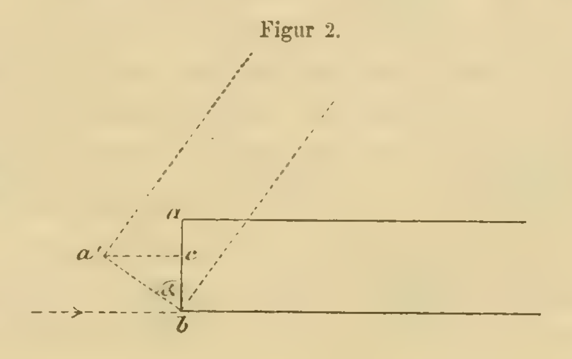
Diejenige Frage welche uns nun vor allen Dingen entgegentritt, ist folgende Wie kommt es, dass die anodische und kathodische Veränderung, welche an den gegenüberliegenden Längsseiteneiner Muskelfaser durch den Strom erzeugt werden, sich einander aufheben? Um diese Frage zu behandeln, ist es doch wohl nothwendig, sich eine bestimmtere Vorstellung von den Veränderungen an der Anode und Kathode zu machen. Wir sind berechtigt, bei diesen Ueberlegungen von der Gesammtheit aller derjenigen Erscheinungen auszugehen, welche man bisher unter dem Namen

*) Wenn auch die Fasern spitz enden sollten, so hat dies, wie man leicht einsieht, doch keinen Einfluss auf unsre Betrachtungsweise.

**) In Fig. 2 ist *a b* der natürliche Querschnitt der Faser bei 0°, und *a' b* beim Winkel α. Die Zahl der Stromfäden für *a' b* ist proportional mit $c\ b = a\ b\ \cos.\ x$.

***) Pflügers Archiv für Phys. Bd. VIII, 1874. S. 60. — S. du Bois' Archiv für Phys. 1882. S. 338.

Figur 2.



„Electrotonus“ zusammengefasst hat. Sowohl die Veränderungen der Erregbarkeit, als auch die im Nerven nachgewiesenen extrapolaren elektrotonischen Ströme, durch welche sich der Electrotonus kundgiebt, weisen darauf hin, dass wir es mit Polarisationsvorgängen zu thun haben, welche unter eigenthümlichen Bedingungen in der lebenden Substanz entstehen. Es ist ferner durch die von du Bois-Reymond gefundene innere Polarisation der Muskeln und Nerven dargethan, dass sich polarisirbare Elemente in diesen Organen befinden, und dass sich demnach an diesen innere Jonen abscheiden müssen, welche nach der Oeffnung des Stromes durch Depolarisation einen negativen Polarisationsstrom erzeugen. Nachdem Hermann gezeigt hat, dass diese innere Polarisation zum überwiegenden Maasse der lebenden Substanz zukommt, und dass sie in der Querrichtung der Fasern bedeutend stärker ist, als in der Längsrichtung, stimme ich durchaus seiner Ansicht zu, dass auch der sogen. Electrotonus auf diese innere Polarisation zurückgeführt werden muss. Die Begründung dieser Ansicht von meinem Standpunkte aus muss ich an einer späteren Stelle ausführlicher geben. Dagegen will ich gleich bemerken, dass ich in meinen Folgerungen über den Ort der Polarisation noch einen Schritt weiter gehen muss, als Hermann dies gethan hat.

Gehen wir nun von der zunächst liegenden — von Hermann gemachten — Annahme aus, dass die Polarisation an der Oberfläche der Fasern stattfinde, wo der Strom aus der Hülle in die lebende Substanz eintritt (Hülle und Kern nach Hermann), so würden bei verschiedener Art der Stromzuleitung die Vorgänge sich folgendermaassen gestalten. Legen wir Electroden an die Längsschnitte oder natürlichen Enden des Muskels an, so findet die Erregung entweder an den anodischen oder kathodischen Stellen der Fasern statt, und da diese auf verschiedene Querschnittselemente in der Länge der Fasern vertheilt sind, so lassen sich alle Erregungserscheinungen zur Genüge ableiten. Die Abscheidung der negativen Jonen in der Gegend der Kathode und das Verschwinden der positiven Jonen in der Gegend der Anode an der Oberfläche der lebenden Substanz würde mit einem Erregungsprocess verknüpft sein.

Betrachten wir dagegen den Fall, dass der Muskel in der Flüssigkeit unter einem Winkel von 90° von Stromfäden durchflossen sei, so stellt sich eine erhebliche Schwierigkeit der Deutung des Vorganges entgegen. Der Muskel wird nicht erregt, trotzdem sich an der einen Seite des Längsschnittes der Fasern positive, an der andern Seite negative Jonen abscheiden müssen. Mindestens müsste sich doch, sollte man meinen, beim Schliessen die kathodische und beim Oeffnen die anodische Hälfte der Faser zusammenziehen und der Erfolg müsste ein ähnlicher sein, wie bei dem

Engelmann'schen Versuch, bei welchem der Muskel sich abwechselnd auf der Kathoden- und Anodenseite krümmt. Dieser Versuch gelingt aber bekanntlich nur dann, wenn man zwei Electroden einander gegenüber an den Muskel anlegt, weil nun Längscomponenten des Stromes sich ausbreiten, während der quergerichtete Stromfaden wahrscheinlich auch hier gar nicht erregt.*) Warum, müssen wir demnach fragen, heben sich anodische und kathodische Polarisation einer Faser vollständig auf, wenn sie an den gegenüberliegenden Seiten derselben mit gleicher Stärke auftreten?

Man könnte sich die Sache nun so vorstellen, dass die Abscheidung der negativen Jonen sowohl einen Reiz auf die Faser ausübe, als auch ihre Erregbarkeit steigere, dass dagegen die Abscheidung der positiven Jonen den Erregungsvorgang hemme und die Erregbarkeit demnach herabsetze, um eine Uebereinstimmung mit dem Zuckungsgesetz und dem Elektrotonus herbeizuführen. Diese Vorgänge müssten aber auf den beiden Längsseiten einer querdurchströmten Faser auch auftreten, und demnach Zuckung bewirken. Wollte man annehmen, dass die positiven Jonen auf der einen Seite die Wirkung der negativen Jonen auf der andern Seite hemmten, so müsste man geradezu eine Fernwirkung durch die Dicke der Nerven- oder Muskelfasern statuiren, oder einen unendlich schnellen Diffussionsaustausch der Jonen, was beides nicht vorauszusetzen ist. Das letztere schon deshalb nicht, weil eine starke Depolarisation bei der Oeffnung erfolgt, was nicht möglich wäre, wenn die Jonen sich neutralisirt hätten. Wir sehen mithin, dass die Vorstellung, nach welcher die anodische und kathodische Polarisation nur an der Oberfläche der Fasern stattfinde, eine unzureichende ist. Wenn überhaupt das Entstehen der negativen Jonen und das Verschwinden der positiven Jonen die Ursache der Erregung sein soll, so ist es nicht wahrscheinlich, dass die Reizung nur an der Oberfläche der lebenden Substanz stattfinde, sondern viel wahrscheinlicher, dass dieser Vorgang auch im Innern der lebenden Substanz vorhanden ist. Wir werden daher nothwendiger Weise dazu gedrängt, uns die Nerven- und Muskelfasern ihrer Länge nach im Elemente zerlegt zu denken, an deren Oberfläche eine Polarisation hervorgebracht werde, und da liegt es nahe, zunächst an die Fibrillen derselben zu denken, die man ja allgemein als praeformirt betrachtet. Indessen auch die Zurückführung der Vorgänge auf die Fibrille genügt keineswegs, um zu einer befriedigenden Theorie zu gelangen. Denn was von der ganzen Faser gilt, das gilt auch für jede unter dem Mikroskop noch sichtbare Längs-

*) In Folge der Ausbreitung der Ströme ist an der Kathoden-Seite des Muskels die kathodische, an der Anoden-Seite die anodische Polarisation stärker

fibrille von endlichem Durchmesser. Je kleiner wir uns aber den Durchmesser solcher Längsfibrillen denken, desto eher ist es vorstellbar, dass kathodische und anodische Polarisation einander in ihrer Wirkung auf die lebende Substanz neutralisiren, da sich die Jonen einander immer mehr nähern.

§ 3. Folgerung einer Molekulartheorie.

Wir gelangen auf dem betretenen Wege zu einer „Molekulartheorie" der lebenden Substanz in der Muskel- und Nervenfaser, welche mit unsern anderweitigen Kenntnissen über die physikalischen und chemischen Eigenschaften und die Struktur derselben wohl in Uebereinstimmung steht. Es geht aus vielfachen Ueberlegungen mit Ueberzeugung hervor, dass ebenso wie die sichtbare Struktur auch der molekuläre Bau der Fasern in der Längs- und Querrichtung ein verschiedenartiger sein muss. Hingegen ist es eine durchaus unbefriedigende Vorstellung, wenn man sich die lebende Substanz, das Protoplasma und die ihm gleichartigen Bestandtheile, als ein homogenes Gemenge gewisser chemischer Substanzen in mehr oder weniger vollkommener Lösung denkt.*) Wir werden daher der Wahrheit am nächsten kommen, wenn wir annehmen, dass der lebende Faserinhalt aus Längsreihen von Molekülen zusammengesetzt ist, welche sich zu Fibrillen von endlichem Durchmesser aggregiren und welche in einer ihnen adäquaten Flüssigkeit liegen, die gleichsam ihre Nährflüssigkeit ist (Paraplasma). Diese Anschauung schliesst sich einerseits an diejenige an, aus welcher die du Bois-Reymond'sche Hypothese der elektromotorischen Molekeln, die sich ebenfalls in Längsreihen ordnen, hervorgegangen ist, andererseits an die neueren Hypothesen von Pflüger, nach welcher die Moleküle des Protoplasma sich vermöge chemischer Affinität aneinander ketten, und auf diese Weise zu sichtbaren Gebilden, Zellen und Fasern, heranwachsen.

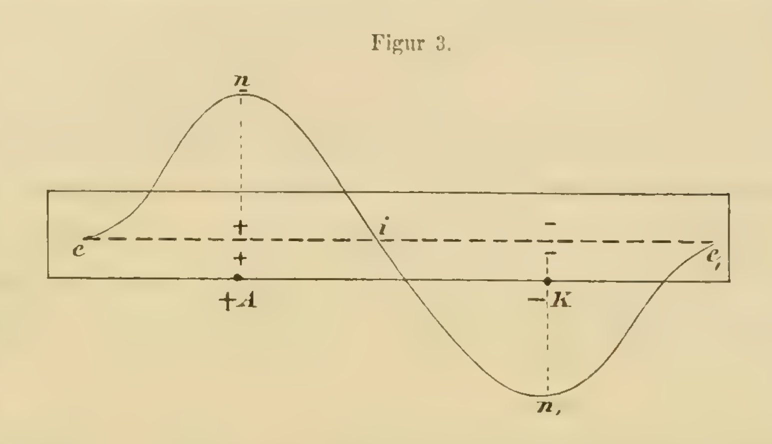
Es bleibe für uns zunächst unerörtert, vermöge welcher Kräfte die Moleküle sich aneinander reihen, und welche chemische und physikalische Constitution ihnen im Allgemeinen zukomme. Nur eine Eigenschaft setzen wir zur Erklärung der elektrischen Reizbarkeit bei ihnen voraus, dass sie nämlich in der Flüssigkeit, in welcher sie sich befinden, polarisirbar seien. Diese Polarisation soll aber nur an der freien Oberfläche einer solchen Molekülreihe stattfinden, nicht dagegen zwischen den Molekülen, weil sie hier so nahe mit einander verbunden sind, sei es durch physikalische

*) Ich habe diesen Gegenstand in einer Abhandlung „Ueber die Kräfte der lebenden Materie" (Halle 1870. Preisverkündigungsprogramm der Universität) ausführlich behandelt. Siehe S. 12 ff.

oder chemische Attraktion, dass sie gleichsam ein Continuum bilden und daher keine Ablagerung von Jonen zwischen sich gestatten.

Es sei in Figur 3. eine solche Molekülreihe bildlich dargestellt, indem wir den Molekülen die Gestalt kleiner länglicher Körperchen ertheilen, welche in der Längsrichtung aneinander gelagert sind. Diese Darstellung soll nichts über ihre wirkliche Beschaffenheit aussagen, sondern nur bedeuten, dass ihre Anordnung eben in der Längsrichtung der Fasern erfolgt. Im übrigen liegt es nahe, sie nicht als einfache chemische Moleküle, sondern als Molekülaggregate anzusehen, ähnlich den von Nägeli als „Micelle" bezeichneten Elementen der organisirten Substanz.

Figur 3.



Es verhält sich demnach eine solche Molekülreihe, wie ein continuirlicher Faden von Substanz, welcher gegen die umgebende Flüssigkeit polarisirbar ist. Ich stimme daher in der Ableitung der elektrotonischen Ströme und der innern Polarisation mit Hermann darin überein, dass ich eine Ablagerung von Jonen auf dem Längsschnitt dieser Faden annehme, sobald Ströme in diese ein- und austreten. Legen wir Anode und Kathode an zwei Punkte des Längsschnittes A und K an (Fig. 3.), so wird die Dichtigkeit der Jonen an den Punkten A und K ein Maximum sein und nach dem Bilde der Curve $c\ n\ i\ n,\ c,$ nach den extrapolaren und der intrapolaren Strecke hin abnehmen. Eine extrapolar angelegter Bogen giebt daher eine Spannungsdifferenz an, indem sich die der Anode oder Kathode näheren Punkte stärker positiv oder negativ verhalten als die entfernteren. Die positive Polarisation an der Anode muss durch einen Indifferenzpunkt in die negative an der Kathode übergehen. So lassen sich die elektrotonischen Ströme zur Genüge erklären.

Nach dieser Molekulartheorie findet also die Reizung beim Schliessen und Oeffnen durch das Entstehen der negativen Jonen und das Verschwinden der positiven Jonen nicht nur von der Oberfläche der Fasern, sondern an allen Molekülen der lebenden Substanz im Bereiche der Elektroden statt. Auch die Veränderung der Erregbarkeit während der Polarisation ist nun darauf zurückzuführen, dass das mit

negativen Jonen beladene Molekül leichter, das mit positiven Jonen beladene dagegen schwerer spaltbar ist als das unveränderte. Alle diese Vorgänge würden sich nicht befriedigend erklären lassen, wollte man dabei stehen bleiben, dass die Ablagerung der Jonen nur an der Oberfläche der Fasern stattfinde.

Während nun bei der Anlegung der Elektroden an zwei verschiedene Punkte des Längsschnittes immer eine Reizung stattfindet, tritt keine Reizung ein, sobald die Stromfäden senkrecht gegen die Längsaxe der Molekülreihe gerichtet sind. In diesem Falle setzen sich äquivalente Mengen von Jonen auf den gegenüberliegenden Längsseiten desselben Moleküls ab, und da wir annehmen, dass die Wirkung der Jonen auf die erregbaren Moleküle eine einander entgegen gerichtete ist, so muss die Erregung ausbleiben. Dasselbe ist aber auch, wie der Versuch lehrt, der Fall, wenn parallele und gleich dichte Stromfäden in jedem beliebigen Winkel die von zwei künstlichen Querschnitten begrenzte Muskelfaser durchfliessen, denn, wie wir es schon für die ganze Faser abgeleitet haben, lagern sich nun auf den beiden Längsseiten desselben Moleküls ebenfalls äquivalente Mengen von positiven und negativen Jonen ab.

Es ist, wie schon oben angedeutet, bei diesem Vorgange ganz gleichgültig, ob die einander gegenüberliegenden Jonen demselben Stromfaden angehören oder verschiedenen. Sobald dieselben einander äquivalent sind, heben sie sich in ihrer Wirkung auf das lebende Molekül auf.

Wenn bei der queren oder schrägen Durchleitung die Stromfäden einander nicht ganz parallel und nicht gleich dicht sind, so treten jedesmal Erregungen auf. Dies ist, wie einige Versuche lehrten, unvermeidlich, wenn man z. B. Staniolstreifen als Elektroden an die beiden Längsflächen eines Sartorius in ganzer Ausdehnung anlegt. Denn diese Anlegung kann nie so genau sein, dass an allen Faserstellen die Dichte der Jonen einander äquivalent ist.

§ 4. Die Unerregbarkeit des künstlichen Querschnitts.

Bevor wir die Consequenzen unsrer Molekulartheorie weiter verfolgen, müssen wir vom Standpunkte derselben aus die Thatsache deuten, dass eine Erregung der Faser nicht stattfindet, wenn der Strom in die künstlichen Querschnitte ein- und austritt.

Man ist bisher von der Anschauung ausgegangen, dass die Erregung da auftrete, wo der Strom in die lebende Substanz der Faser ein- und aus derselben ausströme, und diese Annahme trifft auch für den Längsschnitt und natürlichen Quer-

schnitt vollständig zu. Für den künstlichen Querschnitt dagegen lässt diese Annahme uns im Stich, denn setzen wir an demselben eine abgestorbene Schicht voraus, so muss doch irgendwo der Strom in die lebende Substanz gelangen, und hier Erregung hervorbringen, was aber nicht geschieht. Dieser Wiederspruch bleibt auch bestehen, wenn wir nach Hermann uns denken, dass der Uebergang von todtem zu lebendem Faserinhalt ein allmählicher sei. In diesem Falle müsste die Erregung in demselben nur allmählich anwachsen in dem Maasse, als der Strom sich der lebenden Substanz nähert.

Wegen dieses Widerspruches hat man gesagt, dass die Faser am künstlichen Querschnitt zwar nicht ganz unerregbar für den Strom sei, aber doch weniger erregbar als am lebenden Längsschnitt, weil sich hier die Faser im Absterben befinde (Biedermann).*) Indessen reicht diese Erklärung in der gegebenen Form nicht aus, denn irgendwo erreichen die Stromfäden doch denjenigen Faserinhalt, welcher vom Längsschnitt aus durchströmt, stark gereizt wird, vom Querschnitt aus dagegen reactionslos bleibt.

Eine andere Deutung für die geringe Erregbarkeit des künstlichen Querschnitts könnte man darin suchen, dass der Muskelstrom am künstlichen Querschnitt Anelectrotonus erzeuge, da er hier in die Muskelsubstanz eintrete, und daher die Erregbarkeit derselben herabsetze. Da der Strom durch die Hüllen und die umgebende Flüssigkeit zu einem Kreise geschlossen wird, so müssten sich hingegen die angrenzenden Längsschnitte der Fasern, an denen die Stromfäden austreten im Zustande des Katelectrotonus befinden. Hierdurch sucht Hermann auch die Erhöhung der Erregbarkeit zu erklären, welche man beim Nerven in der Nähe eines künstlichen Querschnitts in den ersten Momenten vorfindet. Es würde aber offenbar ein gewisser Widerspruch in der Annahme liegen, dass das erste lebende Querschnittselement am freien Querschnitt sich im Anelectrotonus, dagegen am Längsschnitt sich im Katelectrotonus befinde, sodass sich beide Einflüsse auf die Erregbarkeit gegenseitig aufheben würden. Eine andere Ueberlegung zeigt ausserdem, dass es sich am Querschnitt nicht um die Wirkung eines Anelectrotonus handeln könne. Leiten wir einen stärkeren Strom in terminaler Richtung gegen den künstlichen Querschnitt durch den Muskel, so ist anzunehmen, dass der in den Fasern circulirende Zweig des abterminal gerichteten Muskelstroms wenigstens theilweise compensirt wird.**) Es müsste also hier doch

*) Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. IV. Mittheilung. Sitz.-Ber. d. Wien. Akad. 1879. (p. 39 Sep.-Abdr.)

**) Ueber die Stärke der innern Ruheströme haben wir allerdings kein Urtheil. Ob sie so stark sein sollten, dass man sie durch äussere Ströme nicht compensiren könnte, wie Hermann meint, scheint mir aber doch fraglich zu sein. Hermann hat mir mehrfach die Ansicht untergeschoben, dass man

schliesslich eine Reizung durch das Verschwinden oder die Verminderung des Anelectrotonus stattfinden. Leiten wir den Strom in abterminaler Richtung hindurch, so müsste der Anelectrotonus am Querschnitt hierdurch in dem Maasse verstärkt werden, dass beim Oeffnen eine Reaktion vorhanden sein sollte. Alles dies ist aber selbst bei stärkeren Strömen nicht der Fall, für welche der Unterschied der Zuckungen im An- und Katelectrotonus höchst gering ausfallen würde.

Abgesehen hiervon ist überhaupt zu vermuthen, dass am künstlichen Querschnittsende der Zustand des Kat- und Anelectrotonus gar nicht entsteht. Dies festzustellen, soll der Gegenstand einer besonderen Untersuchung sein.

Es steht uns nunmehr nichts im Wege, auf Grundlage unserer Molekulartheorie nach einer Deutung für die Unerregbarkeit des künstlichen Querschnitts zu suchen.

Am künstlichen Querschnitt ist nach unsrer Vorstellung die Molekülreihe zerrissen. Die Endmoleküle wenden ihr freies Querschnittsende der todten Muskelsubstanz zu. Wenn wir nun von der Ansicht ausgehen, dass das Entstehen und Verschwinden der Jonen an den Molekülen die Ursache der Erregung ist, so werden wir uns zunächst die Frage vorlegen müssen, ob an dem künstlichen Querschnitt überhaupt eine Polarisation stattfindet. Nach den Versuchen von du Bois-Reymond*) erhält man einen negativen Polarisationsstrom, wenn man ein Muskelstück mit seinen beiden Querschnitten in den Kreis eines polarisirenden Stromes gebracht hat, und nach dem Oeffnen desselben den Muskel ableitet. Hermann**) bemerkte, dass der Polarisationsstrom, den man nach der Längsdurchströmung an Muskeln beobachtet, viel schwächer ist als derjenige, welchen man unter gleicher Bedingung nach der Querdurchströmung vorfindet. Nach diesen Versuchen aber bleibt es unentschieden, ob es überhaupt eine Längspolarisation giebt, da die Fasern in den erwähnten Versuchen nicht gestreckt lagen und, wie Hering schon hervorgehoben, dem Strome viele Ein- und Austrittsstellen am Längsschnitte darboten. Ich habe daher solche Versuche an gestreckten Sartorien angestellt, welche an beiden Enden abgetödtet waren, die zugleich die Zu- und Ableitungsstellen für die Electroden bildeten. Unter dieser Bedingung beobachtet man

---

durch Compensation des abgeleiteten Ruhestroms auch die inneren Ströme compensire. Es ist mir niemals in den Sinn gekommen, dies zu behaupten. Als ich seiner Electrotonustheorie gegenüber hervorhob, dass hiernach der compensirte Ruhestrom keine negative Schwenkung geben könnte, war ich in dem Glauben, dass er diesen abgeleiteten Strom als polarisirenden betrachtete. In der That würde nach jener Theorie eine Schwankung nicht stattfinden, wenn eine Faser gar keine indifferente Hülle hätte und der abgeleitete Ruhestrom compensirt würde.

*) Untersuchungen I. 376. II. 2. 377.

**) Arch. f. Physiol. V. 240.

an nun ebenfalls einen deutlichen negativen Nachstrom, der nur von einer Polarisation abhängig sein kann. Ganz ebenso verhält es sich am Nerven.*)

Nun haben wir weiter zu entscheiden, an welchen Stellen in der Faser diese Polarisation ihren Sitz hat. Nach neueren Versuchen von E. Hering**) findet überhaupt eine innere Polarisation der Faser nicht statt, wenn die Ströme parallel ihrer Axe darin verlaufen. Dies haben wir auch schon in Uebereinstimmung mit unsrer Theorie angenommen, indem wir eine Polarisation zwischen den Molekülen einer Längsreihe nicht voraussetzen. Ebenso wenig ist nach der Hermann'schen Anschauung eine Polarisation im Innern der Faser zu erwarten, da sie den ganzen Kern derselben als einen homogenen Leiter betrachtet.

In der That lässt sich der Hering'sche Versuch leicht bestätigen. Man erhält keine oder nur unbedeutende negative Nachströme, wenn man den Enden des ausgespannten Sartorius den polarisirenden Strom zuführt, und von der Mitte des Muskels eine kleine Strecke ableitet. Noch besser ist es, auch die Enden des Sartorius abzutödten, weil die Stromfäden dann in die künstlichen Querschnitte eintreten, keine Zuckungen verursachen, und voraussichtlich auch paralleler in dem lebenden Stück verlaufen.

Wir werden also hieraus schon entnehmen, dass die Polarisation bei der Längsdurchströmung nur zwischen todter oder lebender Substanz der Faser stattfindet. Dies lässt sich aber ganz direct in folgender Weise demonstriren. Hat man den eben beschriebenen Hering'schen Versuch angestellt, und sich von der Abwesenheit jeder Polarisation in einer mittleren Strecke des Muskels überzeugt, so zerquetsche man mit einer schmalen Pincette den Muskel zwischen den ableitenden Electroden. Ist die abgeleitete Stelle vorher stromlos gewesen, oder hat man einen schwachen Strom derselben compensirt, so bleibt auch jetzt die Stelle ungeändert, denn die Muskelströme der beiden Hälften heben sich vollständig auf. Leitet man aber nun den polarisirenden Strom zu, so sieht man nach dessen Oeffnung eine beträchtliche negative Polarisation auftreten. Der Versuch ist ein so einfacher, dass es wohl unnöthig ist, besondere Daten aus meinen Beobachtungen hierfür anzugeben.

Das Resultat lässt keine andre Deutung zu. Die Polarisation geschieht in diesem Falle einzig und allein an der Grenze der todten und lebenden Substanz.

---

*) Ob unter diesen Versuchsbedingungen neben der negativen Polarisation auch eine positive vorhanden ist, bedarf einer besondern Untersuchung. Ich habe sie nach Strömen von mässiger Strecke nicht vorgefunden.

**) Beitr. z. allg. Nerv.- u. Muskel-Physiol. XII. Wien. Sitz.-Ber. 8. Nov. 1883. Bd. LXXXVIII.

Es findet also auch eine Abscheidung von Jonen an dem künstlichen Querschnitt statt, und trotzdem tritt keine Erregung hierselbst weder beim Schliessen noch beim Oeffnen des Stromes ein. Wäre es richtig, dass die Muskelfaser aus einer nach allen Richtungen homogenen und sich gleichartig verhaltenden lebenden Materie bestünde, so müsste es auch ganz gleichgültig sein, ob ihr der Strom durch den natürlichen Längsschnitt oder den künstlichen Querschnitt zugeführt würde. Die Abscheidung der Jonen und ihr Verschwinden müsste in beiden Fällen gleich stark erregend einwirken. Zu einer befriedigenden Erklärung der Unerregbarkeit der Muskelsubstanz am künstlichen Querschnitt für den electrischen Strom werden wir nur gelangen können, wenn wir voraussetzen, dass dieselbe eine Molekularstruktur besitzt, vermöge deren ihre Moleküle in gewisser Weise angeordnet sind und nach der Längsschnittrichtung hin sich anders verhalten als nach der Richtung des Querschnittes. Wir nehmen daher an, dass die Moleküle nach der Richtung des freien Querschnittes hin zwar auch polarisirbar sind, dass aber die Ablagerung der Jonen an dieser Grenze einen mit Erregung verbundenen Zerfall der Moleküle nicht herbeizuführen vermag.

Wir werden hiernach im Sinne unsrer Molekulartheorie den Satz aussprechen können: Eine Erregung tritt nur dann ein, wenn die Molekülreihen sich an ihren Längsschnitten mit Jonen laden oder sich entladen, nicht aber, wenn dies an freien Querschnitten geschieht.

Dass übrigens die freien Querschnitte andern Reizen als dem electrischen Strome zugänglich sind, geht namentlich aus den bekannten Versuchen Kühne's über chemische Reizung hervor. Tauchen wir den frischen Querschnitt in verdünnte Säure ein, so zuckt der Muskel momentan, weil die Säure schnell zum lebenden Faserinhalt dringt. Dies geschieht mit einer solchen Schnelligkeit, dass der lebende Inhalt nicht weit vom Schnittende entfernt sein kann. Warten wir dagegen einige Zeit bis zum Eintauchen, so bleibt die Reaction meist aus, wenn nicht eine Reizung durch den Muskelstrom herbeigeführt wird. Dagegen wirken die chemischen Reize nach Hering auch momentan auf den Querschnitt, wenn man die Schliessung des Muskelstroms durch eine isolirende Hülle ausgeschlossen hat. Man wird also unsren Betrachtungen gegenüber nicht den Einwand aufrecht erhalten können, dass der Faserinhalt am freien Querschnitt nicht reizbar genug sei. Denn wenn die chemischen Reize so schnell hier auf die lebende Substanz wirken, so würden die sich abscheidenden Jonen dies doch ebenso schnell vollbringen können.

Es ist schliesslich gegen unsre Deduction noch ein Einwand zu beseitigen,

den man aus einigen Versuchen von Biedermann*) herleiten kann. Derselbe giebt an, dass man die Unerregbarkeit des künstlichen Querschnitts durch Behandlung des Muskels mit $\frac{1}{2}$—1% Na_2CO_3lösung beseitigen oder ihn wenigstens dadurch erregbarer machen könne. Dies geschehe nicht blos, wenn man die Sehnenenden durch Kalisalze nur geschädigt, sondern auch, wenn man sie wärmestarr gemacht habe. Wenn das letztere unbedingt richtig wäre, so würde dies freilich einen erheblichen Einwand gegen unsere Anschauung ausmachen, man müsste dann annehmen, dass durch die Einwirkung des Na_2CO_3 die Molekulreihen wieder zum Schluss gebracht würden. Dagegen ist es sehr wohl mit unsrer Anschauung vereinbar, dass, wenn die Erregbarkeit der Sehnenenden durch chemische Agentien gelitten hat, sie dann durch Behandlung mit Na_2CO_3 wieder hergestellt werden, denn es handelt sich dabei nur um eine Veränderung der Endmoleküle, nicht um eine völlige Zerstörung derselben.

Ich habe daher mit Herrn Leicher mehrere Versuche am curarisirten Sartorius angestellt, an welchem das untere Sehnenende in einiger Ausdehnung abgetödtet war, sodass ein absteigender Strom von 2—4 Daniell keine Schliessungszuckung mehr gab. Wir haben nicht beobachten können, dass nach der Behandlung mit der verdünnten Lösung von Na_2CO_3 die Zuckungen wieder erschienen wären. Sollten in einigen solchen Fällen sich wieder Zuckungen einstellen, so würde immer noch der Verdacht vorliegen, dass durch anhängende Reste von Flüssigkeit die Stromfäden einen unregelmässigen Verlauf erhalten hätten.

§ 5. Das Verhalten der natürlichen Enden der Muskelfasern gegen den Strom.

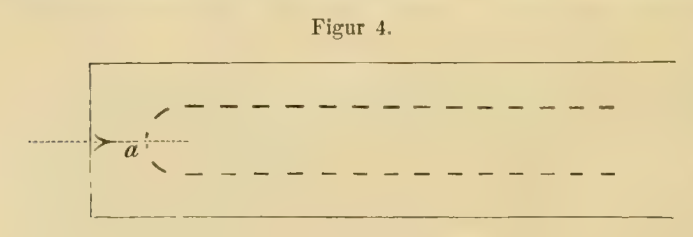
Der unversehrte Muskel reagirt am lebhaftesten auf die Zuleitung von Strömen, wenn dieselben parallel zu seiner Axe zugeführt werden. In diesem Falle bilden die natürlichen Faserenden vornehmlich die anodischen und kathodischen Stellen desselben. Der natürliche Querschnitt verhält sich daher bei der elektrischen Reizung ganz ebenso wie der Längsschnitt und ganz verschieden gegen den künstlichen Querschnitt. Wir können uns als Grund für dieses Verhalten nun nicht mehr mit der Bemerkung begnügen, dass an diesen Stellen die Ströme in die lebende Substanz ein- und austreten, denn dies ist auch am künstlichen Querschnitt der Fall, sondern müssen eine andere Auslegung für diese Erscheinung heranziehen.

Der Unterschied zwischen dem künstlichen und dem natürlichen Querschnitt besteht nach unserer Molekulartheorie in Folgendem. Am künstlichen Querschnitt ist die

*) Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. IV. Mitth. 1879. Sitz.-Ber. d. Wien. Akad.

Molekülreihe zerrissen, und die im fortschreitenden Absterben befindlichen Moleküle wenden ihre, mit freien Affinitäten begabten Enden dem künstlichen Querschnitt zu. Am natürlichen Querschnitt dagegen sind die letzten Moleküle einer Reihe offenbar in der Weise gebunden, dass keine freien Affinitäten vorhanden sind, und unter normalen Ernährungsverhältnissen befinden sie sich hier nicht im Absterben. Wir können uns daher vorstellen, dass am Ende der Faser die Moleküle in ganz derselben Weise an einander gekettet sind wie am Längsschnitt. Die Muskelfaser ist ja ihrer Entstehung nach überhaupt als eine in Länge gewachsene Zelle zu betrachten. Es liegt daher gar kein Grund zu der Annahme vor, dass die Endmoleküle sich in einer andern Verknüpfung mit einander befinden sollten, als die Moleküle in anderen Abschnitten der Faser. Denken wir in einer ursprünglichen rundlichen Muskelzelle das contraktile Protoplasma aus netzförmig mit einander verbundenen Molekulreihen bestehend, die in der unregelmässigsten Weise gelagert sein mögen, so werden bei dem Längenwachsthum der Zellen sich diese Molekulreihen zwar in der Richtung der Längsaxe parallel anordnen, aber auch an den Faserenden werden sie in derselben Weise geschlossen bleiben, wie sie es in ihrem ganzen Verlaufe sind. Wir sind daher, wie mir scheint, berechtigt, uns vorzustellen, dass an den Sehnenenden der Faser je zwei Molekulreihen continuirlich mit einander verbunden sind, wie es etwa die Fig. 4 bei a bildlich darstellt. Es soll damit natürlich über die wirkliche Form dieser Enden nichts ausgesagt sein, wir setzen nur voraus, dass auch hier die Molekulreihe nicht plötzlich eine Unterbrechung erfährt, sondern ein Continuum bildet, indem sie sich in eine benachbarte Molekulreihe fortsetzt.

Figur 4.



Es ist nun einleuchtend, dass diejenigen Stromfäden, welche von der Sehne aus eintreten und in der Molekulreihe verbleiben, anodische und wenn sie am andern Sehnenende austreten, kathodische Polarisation daselbst erzeugen. Es muss also in diesem Falle der Strom erregend auf die natürlichen Enden einwirken. Die Zahl der Stromfäden, welche durch die Molekulreihen geleitet werden, wird cet. par. annähernd ebenso zahlreich sein, wie bei Anlegung der Electroden an den lebenden Längsschnitt, da die stattfindende Polarisation dem Wiederaustritt gleichsam einen Widerstand bietet. Einige Stromfäden, z. B. die, welche die Endmolekule senkrecht treffen, wie in Figur 4, würden allerdings nicht in ganzer Stärke in der

Reihe verbleiben, sondern sich je nach den Verhältnissen des Widerstandes auf Flüssigkeit und Moleküle vertheilen. Es wird aber ein um so grösserer Antheil des Stromes in den Molekülreihen verbleiben, je grösser der durch die Polarisation bedingte Uebergangswiderstand ist.

In noch stärkerem Grade würde eine solche Vertheilung der Stromfäden in einem Hermann'schen Kernleitermodell von entsprechender Gestalt stattfinden, da in diesem das bessere Leitungsvermögen des Kernes noch hinzutritt. Aber auch ohne letzteres würde das Verhalten eines ähnlichen Modells, wie Hermann gezeigt hat, im Princip dasselbe bleiben.

Nach unsrer Vorstellung hat also die der Sehne zugewendete Endfläche der Muskelfaser ganz dieselbe Beschaffenheit wie der Längsschnitt und reagirt daher gegen den Strom ebenso wie dieser.

Man könnte dieser Vorstellung die Ansicht entgegenhalten, dass am Sehnenende der Faser ein directer oder allmähliger Uebergang den Muskelsubstanz in die Sehnensubstanz stattfände. Wenn dies der Fall wäre, müssten wir die Molekulreihen hier frei endigen oder sie allmählig in anders beschaffene Moleküle übergehen lassen. Die histologischen Beobachtungen sprechen aber entschieden gegen eine solche Art der Endigung. Man kann vielmehr an allen Sehnenenden ein scharfes Absetzen der Muskelfaser gegen das Sehnengewebe nachweisen.*)

§ 6. Der Widerstand und die Polarisation der Faser in der Längs- und Querrichtung.

Wir haben schliesslich noch einen Punkt zu besprechen, nämlich den Einfluss, welchen Widerstand und Polarisation des Muskels in der Querrichtung auf das Ergebniss der Reizung ausüben. Man hat den Unterschied in der Erregbarkeit des Muskels in beiderlei Richtungen aus dem grösseren Widerstande desselben in der Querrichtung abzuleiten gesucht, und Tschirjew glaubte sogar berechnen zu können, dass der Muskel in der Querrichtung erregbarer sei als in der Längsrichtung. Es ist nun schon von Hermann nachgewiesen worden, dass diese Berechnung eine unzuverlässige ist. Es ist ferner von ihm durch das Experiment gezeigt, dass, wenn zwei Muskeln in einem Stromkreise in Längs- und Querrichtung durchflossen werden, der längsdurchströmte stärker reagirt, vorausgesetzt, dass die Ströme in den lebenden

*) Siehe: Frey, Handbuch der Histologie 1876. S. 316. — Weissmann, Henle u. Pfeuffer 3. R. Bd. 12. S. 126. — Du Bois-Reymond, Berichte der Berl. Akad. 1872. S. 791.

Längsschnitt desselben eintreten. Doch ist die Bedingung gleicher Dichtigkeiten in diesem Versuche schwer herzustellen.

In den Trogversuchen hat nun allerdings sowohl Widerstand als auch Polarisation grossen Einfluss auf die Intensität der durch die Muskeln gehenden Stromfäden, denn je grösser diese Factoren sind, um so mehr wird der Strom in denselben geschwächt werden. Es hängt aber der grössere Widerstand in der Querrichtung hauptsächlich von der stärkeren Polarisation ab, zum kleinsten Theil von einem grösseren specifischen Widerstande, und dieser Umstaud ist von der grössten Bedeutung für die Beurtheilung des Vorgangs.

Wenn wir nämlich in den Trogversuchen den quergerichteten Strom schliessen, so wird dieser zwar durch die Polarisation erheblich geschwächt, und man könnte daraus folgern wollen, dass die Schliessungszuckung deshalb ausfällt oder stark verringert wird. Hingegen dürfte die Polarisation bei der Oeffnung keinen Einfluss ausüben, denn nun tritt zu dem verschwindenden Strome der Polarisationsstrom in entgegengesetzter Richtung hinzu, der sich durch Muskel und Flüssigkeit abgleicht. Die Oeffnung müsste also kräftig erregend wirken, zumal da die Umkehr eines Stromes bekanntlich noch stärker reizt als die blosse Oeffnung. Dies ist aber, wie wir sehen, keineswegs der Fall. Der Muskel verhält sich in der Querrichtung bei der Oeffnung gerade so wie bei der Schliessung.

Vollends kann der Polarisationswiderstand bei Anwendung von Inductionsströmen gar keinen Einfluss auf die erregenden Stromstärken haben. Denn einem jeden Inductionsstosse folgt unmittelbar der entsprechende Polarisationsstrom, der gerade so stark ist wie das Deficit, welches jener erlitten hat. Die Höhe der Stromschwankung in der Faser ist also gerade so gross, als sie sein würde, wenn keine Polarisation stattfände, und ebenso verhält es sich auch mit der hindurchfliessenden Elektrizitätsmenge. Wendet man Wechselströme an, so addiren sich die Polarisationen eines Schlages zu jedem nachfolgenden Schlag. Nichtsdestoweniger giebt diese Art der Reizung dieselben Resultate, welche man bei Schliessung constanter Ströme wahrnimmt.

Nach unserer Molekulartheorie erscheint nun auch das Verhalten des Muskels bei der Querdurchströmung in einem ganz anderen Lichte, als wenn man nur die Stärke der durchfliessenden Stromfäden an sich berücksichtigt. Nach unserer Annahme ist ja die Polarisation der Moleküle gerade die Ursache der Erregung, und kann daher keineswegs eine Herabsetzung der Erregung zur Folge haben, selbst wenn dadurch der erregende Strom stark geschwächt wird. Die Erregung müsste im

Gegentheil um so stärker sein, je grösser die Polarisation ist. Dass aber trotz der starken Querpolarisation keine Erregung der Faser zu Stande kommt, lässt sich nach unseren obigen Auseinandersetzungen nur aus der Annahme einer Molekularstruktur begreifen.

II.

§ 1. Die Oeffnungszuckung in ihrem Verhältniss zur Depolarisation. — Chemische Theorieen der elektrischen Reizung. — Versuche über die Natur der inneren Jonen.

Wir haben in dem ersten Abschnitt die Anschauung begründet, dass die Schliessungszuckung auf das Abscheiden der negativen Jonen an der Kathode des Stromes zurückzuführen sei, ebenso die Oeffnungszuckung auf das Verschwinden der positiven Jonen an der Anode desselben.*) Indessen haben wir damit keineswegs schon eine genügende Erklärung für die erregende Eigenschaft des Stromes gewonnen, sondern nur einen Ausgangspunkt erreicht, von welchem aus wir weiter schreiten können.

Bevor wir dies thun, müssen wir einer Ansicht gedenken, welche in letzter Zeit über die Ursache der Oeffnungszuckung fast gleichzeitig von Grützner**) und Tigerstedt***) ausgesprochen worden ist. Nach derselben wird die Oeffnungszuckung durch das Auftreten des innern Polarisationsstromes erzeugt, indem sich die Anode des polarisirenden Stromes gleichsam in die Kathde des Polarisationsstromes verwandelt. Die Oeffnunngszuckung ist hiernach nichts anderes als die Schliessungszuckung des innern Polarisationsstromes.

Diese Anschauung hat in der That eine gewisse Berechtigung, doch ist sie, wie wir gleich zeigen werden, nicht geeignet, uns zu weiteren Folgerungen zu führen. Nach den Betrachtungen Pflüger's (Ritter) ertheilt sich der Nerv (Muskel) beim Oeffnen der Kette gleichsam selbst den Schlag, der ihn erregt, indem er aus

*) Ich bleibe im Folgenden bei der Bezeichnung: „positive (+) und negative (—) Jonen", um Verwechslungen zu vermeiden. An der Anode des Stromes lagern sich in der Faser elektropositive Jonen (analog den H und Basen) ab, an der Kathode dagegen elektronegative Jonen (wie O und Säuren). Erstere würden Kationen, letztere Anionen heissen.

**) Breslauer ärztliche Zeitschrift 1882. Nr. 23.

***) Mittheilungen aus dem physiologischen Laboratorium etc. in Stockholm, 2. Heft, 2. Abhdlg. 1882.

dem veränderten in den gewöhnlichen Zustand zurückkehrt. Mit diesem Vorgange ist ohne Zweifel die im Nerven stattfindende Depolarisation auf das engste verknüpft. Dafür sprechen auch entschieden die Versuche von Tigerstedt, nach welchen die Oeffnungszuckung mit der Dauer und Wiederholung der Polarisation des Nerven wächst.

Meines Erachtens wird es aber zu keiner weiteren Aufklärung führen, wenn wir sagen: „Die Oeffnungszuckung entsteht durch die Schliessung des innern Polarisationsstromes." Nur dadurch scheint dieser Satz einen Gewinn zu bringen, dass er die Ursachen zweier gleichartiger Erscheinungen auf eine zurückführt, nämlich auf die Erregung, welche beim Schliessen an der Kathode stattfindet. Indessen das letztere ist es ja, was wir eigentlich zu erklären haben.

Ich stimme daher mit Hermann*) überein, dass es rationeller ist, die Ursache der Oeffnungserregung auf das Verschwinden der anodischen Polarisation zu beziehen. Dieser Vorgang ist ja freilich mit der Depolarisation gleichbedeutend, aber der innere Polarisationsstrom braucht nicht erst die erregende Ursache zu sein, sondern er tritt in Begleitung des Erregungsprocesses auf, der an der Anode stattfindet. Auf die innige Beziehung beider Vorgänge müssen wir indess weiter unten vom Standpunkte unsrer Molekulartheorie nochmals zurückkommen.

Wir wollen jetzt zunächst überlegen, in wie weit es möglich ist, die elektrische Erregung durch eine chemische Reizung von Seiten der Jonen zu erklären. Eine solche Erklärung müsste von der Annahme ausgehen, dass die negativen Jonen als chemische Reize auf die Faser einwirken, die positiven Jonen dagegen nicht, da die Erregung beim Schliessen nur an der Kathode eintritt. Dagegen erhebt sich aber sofort der Einwand, weshalb die Erregung während der Schliessung für gewöhnlich nicht andauert, wenn beständig negative Jonen an der Kathode sich abscheiden. Nehmen wir an, dass die erregenden negativen Jonen Säuren wären, während sich Alkali an der Anode ablagere, so müsste in allen Fällen die Säure einen Dauertetanus verursachen, statt einer Schliessungszuckung, wenn sie sich während der Stromesdauer anhäufte. Dies ist aber in Nerven selbst bei stärkeren Strömen (absteigend III. Stromstärke des Pflüger'schen Zuckungsgesetzes) meistens nicht der Fall. Wohl aber tritt zuweilen ein Schliessungstetanus auf, der von dem Zustande des Nerven abzuhängen scheint. Im Muskel hingegen ist bei stärkeren Strömen ein Dauertetanus unverkennbar an der Kathode vorhanden, der mit der Stärke des Stromes beständig zunimmt.

---

*) Pflüger's Archiv f. Physiol. XXXI. S. 99. 1883.

Es würde also die Möglichkeit nicht ausgeschlossen sein, die Erregung an der Kathode beim Schliessen und während der Stromesdauer auf eine Reizung durch die sich entwickelnden negativen Jonen, namentlich Säuren, zu beziehen, wenn wir im Stande wären, daraus abzuleiten, dass die Reizung im Momente der Schliessung am stärksten ist, und während der Stromesdauer an Stärke erheblich absinkt, so dass sie oft ganz unmerklich wird.

Man könnte nun daran denken, dass die polarisirbaren Molekülreihen*) sich in einer Ernährungsflüssigkeit befinden, durch welche die negativen Jonen mit einer gewissen Schnelligkeit wieder fortgenommen werden. Bestehen z. B. die negativen Jonen aus Säuren, und ist, wie wir voraussetzen können, in der Ernährungsflüssigkeit freies Alkali vorhanden, so wird mit der Stromesdauer eine beständige Sättigung der Säuren durch das Alkali einhergehen, und nur im ersten Momente der Schliessung würde die Säure kräftig wirken können, weil bis zu ihrer Sättigung eine gewisse Zeit vergeht. Es würden sich vielleicht mancherlei Erscheinungen auf diese Weise ableiten lassen. Man könnte sagen, dass schwache Ströme keinen Dauertetanus erzeugen, so lange die Sättigungsgeschwindigkeit mit der Geschwindigkeit der Säureabscheidung gleichen Schritt hält, dass dagegen stärkere Ströme wenigstens den Muskel an der Kathode immer sichtbar erregen, weil die letztere Geschwindigkeit überhand nimmt. Noch ein andrer Umstand muss hierbei in Betracht gezogen werden. Das Polarisationsmaximum der polarisirbaren Elemente im Muskel und Nerven scheint nach den Versuchen von Hermann**) ein sehr beträchtliches zu sein. Es ist daher anzunehmen, dass bei Anwendung schwacher und mittelstarker Ströme die Polarisation den Strom in den polarisirbaren Leitern (Molekülreihen, Kernen) nahezu aufhebt. Es findet also während der Stromesdauer keine beständige Säureentwickelung statt, und daher auch keine beständige Erregung. Stellen wir uns nun vor, dass die Säure durch freies Alkali neutralisirt wird, so könnte der Strom durch das Anwachsen der anodischen Polarisation allein in den polarisirbaren Leitern so erheblich herabgesetzt werden, dass an der Kathode keine merkliche Säureentwickelung mehr vorhanden sein würde.***) Sehr starke Ströme dagegen erregen in der That dauernd.

Ich bin auf diese Betrachtungen näher eingegangen, weil, wie mir schien, in

*) Man kann dieselbe Betrachtung ja auch auf die Hermann'schen Kerne anwenden, doch bleibe ich der Consequenz halber bei unsrer Vorstellung.

**) Pflüger's Archiv, 1871. Bd. V. S. 257.

***) Aehnlich wie in einem Zink-Kupferbogen in $SO_4 H_2$.

ihnen einiges Richtige und Zutreffende enthalten ist und weil vielleicht Manche einer rein chemischen Theorie der elektrischen Reizung geneigt sein möchten. Aber diese Theorie lässt uns gänzlich im Stich, sobald es sich um die Erklärung der Oeffnungszuckung handelt. Denn wie ist es denkbar, dass das Verschwinden der positiven Jonen an der Anode als chemischer Reiz einwirke?

Die positiven Jonen an der Anode verschwinden dadurch, dass sie sich in Folge der Depolarisation mit negativen Jonen des indifferenten Leiters oder Elektrolyten (Ernährungsflüssigkeit) verbinden. Die letzteren können daher in diesem Falle nicht als Erreger verwerthet werden, da sie überhaupt nicht als solche an die erregbare Substanz der Fasern herantreten, sondern ausschliesslich zur Sättigung der positiven Jonen dienen. Es würde weit hergeholt sein, wollte man etwa das aus den Jonen sich bildende Product als chemischen Reiz ansehen, da dieses Product ja als solches schon in dem indifferenten Leiter vorhanden war, ohne dass es als Reiz diente. Ferner müsste sich dasselbe Product auch an der Kathode beim Oeffnen erzeugen, an der trotzdem keine Erregung erscheint, man müsste denn wiederum voraussetzen, dass die an der Kathode abgeschiedene Säure durch vorhandenes Alkali neutralisirt worden war. In diesem Falle würde sich beim Oeffnen nur im Bereich der Anode von der erregbaren Substanz eine Schicht von Salzlösung anlagern, welche man als chemischen Reiz betrachten könnte. Aber es dürfte schwer halten, zu beweisen, dass die Concentration dieser Schicht daselbst eine grössere wäre, als sie vor der Elektrolyse gewesen ist.

Man sieht ein, dass eine Theorie, welche die inneren Jonen oder ihre Producte als chemische Reize für die Faser betrachtet, der Deutung der Thatsachen grosse Schwierigkeiten bereitet. Setzen wir besten Falls die Säure-Alkali-Theorie als gegeben voraus, welche sich unter gewissen Annahmen noch am besten unsern Forderungen fügt, so steht sie doch in einem schwer lösbaren Widerspruch mit den Erregbarkeitsänderungen, welche während der Stromesdauer vorhanden sind. Die Säurebildung im Bereiche der Kathode kann weder die Erregbarkeit daselbst erhöhen, noch kann die Ansammlung von Alkali an der Anode die Erregbarkeit vermindern, sondern es müsste sich nach allem, was wir über die Wirkung verdünnter Säure und Alkalilösung auf die erregbaren Organe wissen, gerade umgekehrt verhalten.

Von der Idee ausgehend, dass es vielleicht gelingen möchte, über die Natur der inneren Jonen durch das Experiment einiges zu erfahren, habe ich folgenden Versuch angestellt. Es wurde durch einen frischen, ausgespannten Sartorius längere Zeit ein starker Strom hindurchgeleitet. Die beiden unpolarisirbaren Elektroden lagen

dem mittleren Abschnitt des Muskels in einiger Entfernung von einander mit grösserer Fläche an, damit die anodischen und kathodischen Stellen eine möglichst grosse Ausdehnung annehmen. Als Kette wurde in einigen Versuchen eine solche von 20 kleinen Zinksilberelementen (Pincus'sche Kette, Kraft etwa = 10 Daniell) benutzt, in andern eine Kette von 12 kleinen Grove. Ich dachte nun, dass, wenn man den Strom stundenlang bis zum Verschwinden der Erregbarkeit durchleiten würde, die innern Jonen im Bereich der Elektroden festgehalten werden müssten, und dass, wenn sie aus Säure und Alkali beständen, sich diese durch die Reaktion müssten nachweisen lassen. Nach etwa vierstündiger Einwirkung der schwächeren Kette habe ich einen Unterschied der Reaktion gegen Lakmuspapier an dem der Anode und Kathode aufliegenden Muskelstückchen nicht konstatiren können. Die abgeschnittenen Stücke wurden mit einem Porzellanstempel zuerst auf violettem Papier zerquetscht, auf welchem sie einen bläulichen Fleck hervorbrachten. Hinterher auf blauem Papier zerdrückt, gaben sie röthliche Flecke. Die stärkere Kette hingegen verursachte einen deutlichen Unterschied der Reaktion an beiden Elektroden, aber gerade im entgegengesetzten Sinne als vorausgesetzt. Das Anodenstück gab eine deutlich saure, das Kathodenstück eine deutlich alkalische Reaktion. Zugleich fiel in diesen Versuchen auf, dass das Kathodenstück trocken und geschrumpft aussah, das Anodenstück dagegen feucht und gequollen. Dies war um so auffallender, weil nach den Versuchen von du Bois-Reymond*) an geronnenen Eiweissstücken der Strom eine Abschnürung und Vertrocknung an der Anode hervorruft und dadurch einen äussern sekundären Widerstand erzeugt. Der Strom sank während des Versuches in Folge dieses Widerstandes sehr erheblich herab. An einem kleinen eingeschalteten Thermomultiplicator mit wenig Windungen las ich in einem Beispiel bei Beginn des Versuches eine Ablenkung der Nadel von 36°, nach einer halben Stunde von 18° und nach 1 h. 15′ auf 7° ab. Die Fortführung von Flüssigkeit geschieht also unter den genannten Bedingungen im Muskel in der dem Strom entgegengesetzten Richtung. Die Abscheidung der Säure an der Anode und des Alkali an der Kathode ist in diesem Falle wohl am einfachsten als eine äussere Polarisation an den Elektroden aufzufassen. Für so starke Ströme verhalten sich dieselben eben nicht mehr unpolarisirbar. Die Flüssigkeitsschicht, welche an dem Anodenstück des Muskels haftete, zeigte auch bereits eine deutlich saure Reaktion.

Aus den angeführten Versuchen lässt sich daher schliessen, dass bei der innern Polarisation eine durch Lakmus nachweisbare Entwickelung von Säure an der Kathode

*) Gesammelte Abhandl. I. S. 104 u. ff.

oder von Alkali an der Anode nicht stattfindet. Eher könnte das umgekehrte der Fall sein, doch erklären sich die beobachteten Unterschiede sehr wohl durch äussere Polarisation. Mit dieser Annahme stimmt auch überein, dass der wärmestarre Muskel ganz dieselbe Reaktion an der Anode und Kathode zeigte.

§ 2. Annahme einer Abscheidung von aktivem Sauerstoff an der Kathode und von oxydablen Atomgruppen an der Anode.

Nachdem wir die chemische Reiztheorie der elektrischen Erregung als ungenügend befunden haben, dürfen wir uns nach andern Annahmen umsehen, vermöge deren wir zu befriedigenden Erklärungen gelangen. Und doch waren die Ueberlegungen, welche wir bei der Erörterung jener Theorie gemacht haben, nicht ohne Gewinn, denn es scheint, dass in derselben gewissermaassen ein richtiger Kern enthalten ist. Ich gehe nun bei den weiteren Ueberlegungen von folgenden Voraussetzungen aus.

1. Das negative Jon an der Kathode ist die Ursache der Erregung beim Schliessen.

2. Dasselbe wird durch einen chemischen Process daselbst beständig verzehrt. entsprechend der Menge, in welcher es sich entwickelt.

3. Das positive Jon an der Anode ruft keine Erregung hervor. Es wird daselbst nicht verzehrt, sondern angesammelt.

4. Durch die innere Polarisation, insbesondere an der Anode, wird der Strom in dem erregbaren polarisirbaren Leiter bis auf einen entsprechenden Rest aufgehoben, so lange das Polarisationsmaximum nicht erreicht ist.

Es ist klar, dass unter den gemachten Annahmen die Erregung an der Kathode vornehmlich im Momente der Schliessung eintreten wird, so lange der Strom unterhalb einer gewissen Stärke bleibt. Die durch den Strom daselbst entwickelte Menge von negativen Jonen führt eine Erregung herbei, während sie zugleich verzehrt wird. Die sofort entstehende innere Polarisation an der Anode sistirt eine weitere Entwickelung von negativen Jonen an der Kathode, oder setzt dieselbe wenigstens in dem Grade herab, dass eine beständige Erregung während der Stromesdauer nicht eintritt oder wenigstens äusserlich nicht merkbar ist. Es ist aber keineswegs anzunehmen, dass der Strom in dem polarisirbaren Leiter vollständig compensirt wird, vielmehr wird, wie die Erfahrung bei der Polarisation von Metallen in Flüssigkeiten lehrt, ein Strom-

rest zurückbleiben, der um so grösser ist, je stärker der polarisirende Strom ist. Bleibt dieser aber unterhalb einer gewissen Grenze, so ist die in der Zeiteinheit entwickelte Menge von negativen Jonen nicht gross genug, um einen wahrnehmbaren Erregungszustand während der Stromesdauer herbeizuführen. Wohl aber können hierdurch anderweitige Veränderungen verursacht werden, die uns als elektrotonische bekannt sind, auf deren Erläuterung wir weiter unten näher eingehen wollen. Ist aber schliesslich der polarisirende Strom so stark, dass sich die innere Polarisation dem Maximum ihrer Kraft nähert oder dasselbe erreicht, so wird eine beständige Abscheidung von negativen Jonen in derjenigen Menge stattfinden können, dass sie eine Dauererregung zur Folge hat. Dies ist beim Muskel in der That bei allen stärkeren Strömen der Fall, beim Nerven dagegen nicht immer oder erst bei sehr starken Strömen, und dies würde damit im Zusammenhang stehen, dass nach den Versuchen von Hermann das Polarisationsmaximum des Nerven ein sehr viel höheres ist als das des Muskels.

Nach unsern Vorstellungen über die Constitution der lebenden Faser, welche wir in dem ersten Abschnitt gewonnen haben, erhält unsre Annahme von der Einwirkung des negativen Jon eine tiefere Begründung, indem wir uns denken, dass die Jonen sich direkt an den polarisirbaren Molekülreihen abscheiden, mithin auf jedes erregbare Molekül der Faser, an welchem kathodische Polarisation stattfindet, unmittelbar und mit grosser Schnelligkeit einwirken können. Es drängt sich nun aber auch die Frage auf, welcher Natur das negative Jon ist, in welchem die Ursache der Erregung liegt, und auf welche Weise er die Erregung hervorruft. Wir haben in dem vorigen Paragraphen die Möglichkeit behandelt, dass eine Entwickelung von Säure und Alkali in der Faser vor sich gehen könnte, und in der That liessen sich einige Erscheinungen aus dieser Annahme allenfalls erklären. Indessen aus den oben angeführten Gründen mussten wir dieselbe wieder fallen lassen. Eine andere Möglichkeit aber, die sich hier darbietet, besteht darin, dass an der Kathode*) eine innere Abscheidung von elektrolytischem also aktivem O stattfindet, oder eines solchen negativen Jons, welches vermöge seines O-Gehaltes oxydirende Eigenschaften besitzt. Eine solche Annahme scheint mir in der That grosse Vortheile zu bieten. Der sich abscheidende O würde sofort oxydable Atomgruppen der Moleküle angreifen und somit

*) Man hat immer zu beachten, dass dem Bereich der Kathode des polarisirenden Stromes die innere Anode in der Faser entspricht, wenn wir die lebende Substanz resp. die Molekulreihen als die polarisirbaren Leiter betrachten.

selbst verzehrt werden, und durch diesen Process eine Spaltung im Molekül einleiten, welche mit dem Erregungsvorgange identisch ist.

Der chemische Vorgang der Erregung, wie überhaupt des thermopositiven Stoffwechsels im Protoplasma, besteht nach unsern jetzigen Vorstellungen, welche wir namentlich aus den Darlegungen von Pflüger gewonnen haben, darin, dass der intramolekulare O, welcher durch die innere Athmung der Gewebe fortdauernd assimilirt wird, die Spaltung des complicirten Moleküls herbeiführt und die oxydablen Atomgruppen desselben verbrennt. Das Molekül besitzt aber die Eigenschaft, sich schnell wieder zu restituiren, indem es aus der umgebenden Ernährungsflüssigkeit sowohl O als oxydable Atomgruppen assimilirt. Man dürfte vielleicht dieser Anschauung noch die Annahme hinzufügen, dass der bei der Erregung in Aktion tretende O ein aktiver ist, ein im statu nascenti befindlicher, während er vor der Assimilirung in der Ernährungsflüssigkeit sich in gewöhnlichem Zustande befindet und daher keine dem Stoffwechsel ähnliche Oxydationsprocesse hervorrufen kann.

Wenn wir uns also denken, dass sich an der Kathode aktiver O an dem erregbaren Molekül ablagert, so würde daraus folgen, dass dieser durch seine oxydirende Wirkung den labilen Gleichgewichtszustand desselben stört, d. h. eine Spaltung des Moleküls einleitet, bei welcher auch der intramolekulare O in Aktion tritt, mithin eine Erregung daselbst herbeiführt. Die letztere wird um so stärker sein, je schneller sich der O durch den Strom entwickelt.

Man könnte die hiernach durch den O veranlasste Erregung auch in gewissem Sinne als eine einfache chemische Reizung auffassen, ähnlich wie die, welche durch Abscheidung von Säure hervorgerufen werden würde. Indessen es unterscheidet sich nach unsrer Darstellung die O-Reizung von der Säure-Reizung wesentlich dadurch, dass der abgeschiedene O selbst als oxydirender Körper in den Erregungsprocess mit eingeht, und auf diese Weise mit dem freigemachten intramolekularen O zugleich verzehrt wird. Von der Säure dagegen mussten wir annehmen, dass sie durch vorhandenes Alkali der Ernährungsflüssigkeit neutralisirt werde, damit nach der Schliessung des Stromes die Erregung aufhöre.

Der Zustand des Katelektrotonus, d. h. der erhöhten Erregbarkeit im Bereich der Kathode würde nun einer sehr einfachen Erklärung zugänglich sein. Es findet während der Stromesdauer eine zwar langsame aber beständige O-Entwickelung in der kathodischen Strecke der Faser statt, und ebenso eine beständige Verzehrung desselben durch die oxydablen Atomgruppen des erregbaren Moleküls. Bei schwächeren Strömen ist dieser Vorgang nicht intensiv genug, um auch den intramolekularen O in erheb-

licher Menge freizumachen und sich als Erregung weithin fortzupflanzen. Aber er ist im Princip gleichbedeutend mit Erregung, da beständig vorhandene Spannkräfte ausgelöst werden. Das Molekül wird aber hierdurch in einen Zustand labileren Gleichgewichtes versetzt, da der sich abscheidende O dessen Bestand in hohem Grade lockert, d. h. die Erregbarkeit desselben steigt; der intramolekulare O kann in diesem Zustande durch jeden Reiz leichter frei gemacht werden.

Wir befinden uns, wie man sieht, mit dieser Ableitung in vollkommener Uebereinstimmung mit der Pflüger'schen Auffassung des Katelektrotonus. Dieselbe nimmt an, dass in diesem Zustande eine molekulare Hemmung herabgesetzt wird, welche der Auflösung von Spannkraft entgegenwirkt. Sie nimmt ferner an, dass an der Kathode auch während der Stromesdauer eine beständige Abgleichung von Spannkraft stattfindet aber langsamer als im Moment der Schliessung. Diese Wirkungen würden nach unsrer Deutung durch den sich abscheidenden O in der That hervorgebracht werden.

Wir haben nunmehr zu überlegen, wie wir nach unsren Theorie den Vorgang an der Anode aufzufassen haben. Das positive Jon, welches sich daselbst an den Molekülreihen ablagert, hat naturgemäss entgegengesetzte chemische Eigenschaften als der an der Kathode auftretende aktive O. Dass demnach beim Schliessen des Stromes daselbst eine Erregung nicht eintritt, erscheint sehr plausibel. Wir wissen dagegen, dass hier ein der Erregung entgegengesetzter Zustand eintritt, ein Zustand der herabgesetzten Fregbarkeit, der mit Beruhigung verknüpft ist. Im Sinne der Pflüger schen Theorie sagen wir, die Molekularhemmung wird daselbst verstärkt, die Moleküle gerathen in einen Zustand stabileren Gleichgewichtes.

Wir werden nach unsrer Theorie daher folgern müssen, dass das positive Jon in eine molekulare Beziehung zu dem erregbaren Molekül der Faser tritt, und dass durch seinen Einfluss der Bestand des Moleküls ein festerer wird. Es liegt sehr nahe, sich zu denken, dass das positive Jon sich als oxydabler Bestandtheil an die Atomgruppen des erregbaren Molekül derartig anlagert, dass der intramolekulare O, als elektronegativer Bestandtheil, darin fester gebunden wird.

Wir denken uns also im Princip das Verhalten der polarisirbaren Substanz zwar ähnlich dem von Metallen in einer zersetzbaren Flüssigkeit, aber da wir es in ihr mit einem sehr complicirten organischen Molekül zu thun haben, welches ausserordentlich leicht veränderlich ist, so ist es wohl gerechtfertigt, anzunehmen, dass nicht nur das negative Jon, sondern auch das positive Jon zugleich eine chemische oder wenigstens molekulare Einwirkung auf die erregkare Substanz ausübe, und diese

Einwirkung besteht nach unsrer Vorstellung eben darin, dass das Molekül derselben den intramolekularen O fester bindet, sodass er weniger leicht auf die oxydablen Atomgruppen übertragen werden kann.

Wenn wir demnach den Anelektrotonus als einen Zustand deuten, in welchem der intramolekulare O schwerer abspaltbar ist und die herabgesetzie Erregbarkeit darauf zurückführen, so werden wir hieraus noch zu einer andern Consequenz gelangen, welche uns den Vorgang bei der Oeffnung zu erklären vermag.

Nach der Pflüger'schen Theorie ist der Anelektrotonus ein Zustand, in welchem entsprechend der verstärkten Molekularhemmung eine Ansammmlung von Spannkraft stattfindet. Diese Ansammlung können wir jetzt dahin deuten, dass nicht nur eine festere Bindung des intramolekularen O eintritt, sondern dass auch eine grössere Menge desselben von dem Molekül assimilirt werden kann. Der Anelektrotonus ist somit mit einem Vorgange beständiger Assimilirung verbunden, während im Katelektrotonus der entgegengesetzte Process Platz greift. Nun ist es klar, dass bei der Oeffnung des Stromes eine Erregung nur an der Anode auftreten kann. Es findet eine Depolarisation statt, bei welchem das positive Jon an der Anode verschwindet. Die festere Bindung des intramolekularen O hört plötzlich daselbst auf und da das Molekül während der Stromesdauer einen Ueberschuss desselben angesammelt hat, den es nun nicht zu binden vermag, so wird dieser Antheil frei und verursacht eine Spaltung des Moleküls, welche gleichbedeutend mit Erregung ist.

Man erkennt, dass unsre Theorie eine specielle Deutung der Pflüger'schen enthält. Der Oeffnungstetanus, welcher nach längerem Kettenschluss erscheint, ist hiernach auf eine stärkere Ansammlung von intramolekularen O zu beziehen, dessen Freiwerden eine längere Zeit andauert. Ganz schwache Ströme geben noch keine Oeffnungszuckung, weil die geringe Menge des assimilirten O auch nach der Oeffnung vom Molekül genügend fest gebunden werden kann. Ebenso sind die Modificationen der Erregbarkeit nach der Oeffnung leicht zu deuten. An der Kathode ist während der Stromesdauer eine gewisse Menge von intramolekularen O verzehrt worden. Bei der Oeffnung des Stromes wird der Rest des noch vorhandenen negativen Jons durch Depolarisation neutralisirt, ohne dass damit ein Erregungsvorgang verbunden ist. Nach der Oeffnung bleibt daher ein Mangel an intramolekularen O zurück, und die Erregbarkeit des Moleküls sinkt, um sich erst allmählich durch Assimilation wieder zu heben. An der Anode dagegen finden wir nach der Oeffnung eine evidente Erhöhung der Erregbarkeit vor, weil das Molekül einen Ueberschuss an O besitzt, welcher

durch Reize leichter abspaltbar ist. Erst wenn dieser Ueberschuss eine gewisse Grösse überschreitet, macht er sich durch den Oeffnungstetanus bemerklich. Unterhalb dieser Grenze wird er durch den Ruhestoffwechsel langsam verzehrt.

Kommen wir nun noch einmal auf die Querdurchströmung der Faser zurück, so werden wir jetzt diesen Vorgang in speciellerem Sinne zu deuten haben, indem wir den Angriffspunkt der Jonen an die Molekülreihen verlegen. Der elektronegative O wird in diesem Falle keine Wirkung ausüben können, weil er durch das positive Jon daran verhindert wird. Dies geschieht nicht etwa durch eine chemische Bindung, denn sonst würde auch die Polarisation aufgehoben werden, die im Gegentheil in der Querrichtung*) eine stärkere als in der Längsrichtung ist, sondern dadurch, dass das positive Jon das erregbare Molekül in demselben Maasse festigt als das negative Jon es zu lockern strebt. Das abgeschiedene negative Jon wird daher auch die oxydablen Atomgruppen des Moleküls nicht angreifen können und dasselbe bleibt im Ruhestande bestehen.

Ueber die Natur des positiven Jons können wir eine bestimmte Hypothese nicht aussprechen. Wir haben auch dem negativen Jon nur die naheliegende Eigenschaft zugeschrieben, dass es oxydirende Eigenschaften besitzt, und hypothetisch angenommen, dass wir es mit freiem O zu thun haben. Da in diesem Falle der polarisirbare Leiter eine organische Substanz ist, so scheint es mir sogar wahrscheinlich, dass die Elektrolyten, um die es sich hier handelt, auch organische Substanzen sind. Es liegt daher die Möglichkeit nahe, dass das positive Jon auch in eine chemische Beziehung zu dem erregbaren Molekül tritt. Bei der Polarisation der Metalle in Flüssigkeiten ist schon die Bindung der Jonen eine derartige, dass man sie nicht als eine blosse Adhäsion betrachten kann, sondern eine solche, welche der chemischen Bindung mindestens sehr verwandt ist. Dafür spricht wenigstens der Umstand, dass die Jonen so hartnäckig festgehalten werden, und dass die elektrolytische Polarisation eine höhere elektromotorische Kraft zeigt als eine solche, welche nur durch Kontrakt der Jonen mit den Metallen hervorgerufen wird. In noch höherem Grade scheint mir eine solche Beziehung zwischen polarisirbarem Leiter und den Jonen in der organischen Substanz des Muskels und Nerven denkbar. Man könnte sich daher wohl vorstellen, dass während das negative Jon die oxydablen Atomgruppen des erregbaren Moleküls angreift und zersetzt, dagegen das positive Jon sich an diese Atomgruppen ankettet

*) Hermann, Arch. f. d. ges. Physiol. V. S. 240.

und sie durch festere Bindung vor Oxydation schützt. Findet nun die Oeffnung des Stromes statt, so verbrennt nicht allein das angesammelte positive Jon an der Anode, sondern es werden nun auch die freigelassenen oxydablen Atomgruppen mit in den Verbrennungsprocess hineingerissen, zu welchem das Molekül seinen eigenen aufgespeicherten O hergiebt.

III.

§ 1. Bemerkungen über die Praeexistenz- und Alterationstheorie.

Wir haben es bisher unerörtert gelassen, in welcher Beziehung unsre Theorie zu den elektromotorischen Eigenschaften der Muskeln und Nerven steht. Man könnte auch allenfalls diese Frage gänzlich offen lassen. Unsre Theorie würde in jedem Falle bestehen bleiben, gleichgültig, ob wir eine Praeexistenz der elektrischen Gegensätze annehmen oder nicht. Nur eine Bedingung setzt dieselbe voraus, nämlich eine Molekularstruktur der Faser, in Folge deren der Zusammenhang der Moleküle in der Längsrichtung ein anderer ist als in der Querrichtung. Dieselbe Bedingung liegt auch der du Bois'schen Molekulartheorie zu Grunde, während die Hermann'sche Alterationstheorie bisher eine solche nicht erfordert, sondern den Faserinhalt als einen in Bezug auf die Erregungsvorgänge nach allen Richtungen hin homogenen betrachtet. Indessen kann eine Alterationstheorie auch ebenso gut festgehalten werden, wenn man eine Molekularstruktur in unserm Sinne annimmt. Denn nichts hindert sich zu denken, dass die abgestorbenen Moleküle einer Reihe am Querschnitt sich durch Contakt negativ gegen die lebenden verhalten.

Ich muss zunächst auseinandersetzen, weshalb ich die Hermann'schen Versuche*) gegen die Praeexistenztheorie nicht für beweiskräftig halte. In der einen Reihe derselben wird der Sartorius von zwei gleichartigen Längsschnittpunkten abgeleitet und durch ein Fallrheotom an einer dieser beiden Stellen zerquetscht. Das Rheotom lässt erkennen, dass der Muskelstrom momentan beginnt und in sehr kurzer Zeit ($^1/_{300}$'') zu einem Maximum aufsteigt. Dies ist aber auch nach der Praeexistenztheorie nicht anders zu erwarten; denn der Stoss tödtet eben die Muskelsubstanz nicht momentan, d. h. ihre Moleküle verlieren ihre elektromotorische Wirksamkeit nicht sofort, also kann auch die Kraft

*) Archiv f. d. gesammte Physiologie von Pflüger. XV. 1877. S. 191.

der lebenden Stelle nicht momentan zum Maximum anwachsen, weil die Kräfte beider Stellen in der Ruhe sich einander das Gleichgewicht halten. Wäre die getroffene Stelle momentan todt, so müsste ja gerade nach der Hermann'schen Theorie der Strom gleich in voller Stärke vorhanden sein, sobald wir als Ursache desselben einen Contakt zwischen lebender und todter Substanz voraussetzen. Der Hermann'sche Versuch misst also nicht die Entwickelungszeit des Muskelstroms, sondern vielmehr die Zeit seines Verschwindens oder was dasselbe sein würde, die Zeit des Absterbens nach einem momentanen Insult und ist aus diesem Grunde von nicht geringerem Werthe.

Eine andere Reihe von Versuchen ist am M. gastrocnemius angestellt, dessen Sehnenspiegel durch das Fallrheotom zerrissen wurde. Indessen hielt Hermann selbst diese Methode nicht für ganz einwurfsfrei. Die Sache complizirt sich in diesem Falle dadurch, dass ein Neigungsstrom sich entwickelt, der mit fortschreitendem Absterben der Fasern stärken werden kann, abgesehen davon, dass auch die sofort eintretende negative Schwankung dieses Neigungsstromes sich hinzugesellt.

Dass die Zeit, welche der Hermann'sche Versuch ergiebt, mit dei Dauer der negativen Schwankung ungefähr übereinstimmt, ist geradezu ein Postulat der Praeexistenztheorie, denn ist dies diejenige Zeit, in welcher sich die elektrischen Gegensätze der Moleküle abgleichen ohne sich wieder zu ersetzen, während sie bei der negativen Schwankung sich vermindern um wieder anzusteigen. Nach der Alterationstheorie hätte man dies dagegen nicht zu erwarten brauchen. Es hatte auch die Möglichkeit vorgelegen, dass die Absterbezeit resp. die Entwickelungszeit des Längsquerschnittsstromes eine von der negativen Schwankung ganz unabhängige Grösse sei, und wäre diese Zeit erheblich grösser gewesen als die von Hermann gefundene, dann hätte darin ein Beweis für die Alterationstheorie gelegen. Die einzige einwurfsfreie Methode, die Entwickelungszeit des Längsquerschnittsstromes zu bestimmen, besteht demnach darin, einen reinen senkrechten Querschnitt mit scharfem Instrumente anzulegen und diesem in kurzen Zeitintervallen abzuleiten. Die grossen Schwierigkeiten der Ausführung eines solchen Experiments springen in die Augen. Doch vorausgesetzt, dieselben wären überwunden, so würde man hieraus erfahren, wie schnell nach Anlegung des Querschnitts der abgeleitete Strom zu seinem Maximum ansteigt.

Es liegen nun hier folgende Möglichkeiten vor:

1. Nach der „Alterationstheorie" ist eine Entwickelungszeit zu erwarten, welche mit der Absterbezeit identisch ist, denn die Ursache des Stromes ist nach dieser Theorie das Absterben der blossgelegten Schicht. Es wäre in dieser Beziehung gleichgültig, ob man nach Hermann den Faserinhalt, der hierbei in Betracht kommt, als

homogen ansieht, oder ihm nach unsrer Ansicht eine Molekularstruktur zuschreibt. Im ersteren Falle ist es überhaut schwer, einen ausreichenden Grund für das Absterben anzugeben, es sei denn die blosse Berührung mit dem sogenannten Fremdkörper oder der Luft. Im zweiten Falle dagegen ist die Ursache des Absterbens das Zerreissen der Molekülkette und die damit verbundene chemische Veränderung. Nach der Hermann'schen Theorie müsste eine Spaltung der Faser oder Fibrille in der Längsrichtung, wenn dies ausführbar wäre, auch einen negativen Längsschnitt blosslegen. Nach Annahme einer Molekularstruktur in der wirksamen Substanz wäre dies dagegen nicht vorauszusetzen.

2. Die „Praeexistenztheorie im strengsten Sinne des Wortes" würde verlangen, dass der Strom momentan vorhanden sei, abgesehen von einer etwaigen Entstehungszeit der hydroelektrischen Ströme im nicht metallischen Bogen. Es könnte aber ausserdem noch in Betracht kommen eine sekundäre Aenderung der elektromotorischen Kraft und des innern Widerstandes, wodurch sich der Strom schnell verstärken könnte. Aenderungen des äusseren Widerstandes zwischen Muskel und Elektroden könnte man allenfalls durch Anwendung eines Elektrometers statt des Galvanometers unschädlich machen.

3. Es ist indessen noch eine dritte Theorie denkbar, nach welcher zwar elektrische Gegensätze in der Struktur des lebenden Moleküls schon enthalten sein könnten, aber erst nach der Trennung von dem benachbarten Molekül nach aussen hin wahrnehmbar werden. Denken wir uns in der Längsrichtung der Faser gelegene Molekülreihen, und nehmen wir an, dass jedes Molekül elektronegative Atomgruppen dem Querschnitt zuwende, so werden wir nach unsern obigen Anschauungen auch voraussetzen müssen, dass diese Atomgruppen es sind, welche durch chemische Bindung die Moleküle aneinander ketten. So lange die Affinitäten gesättigt sind, kann daher elektrische Spannung nicht auftreten. Wird aber die Molekülreihe unterbrochen, so treten chemische Differenzen auf, welche dem Querschnitt negative, dem Längsschnitt positive Spannung verleihen. Diese Zustandsänderung kann sehr wohl einer gewissen Entwickelungszeit bedürfen. Ich will diese Theorie, die wir ausführlicher darzulegen haben, die „elektrochemische Molekulartheorie" nennen.

§ 2. Natur des lebenden Protoplasma. — Eine elektrochemische Molekulartheorie der lebenden Substanz. — Ladung der Molekule am Querschnitt mit elektronegativem Jon (O) und an dem Längsschnitt mit elektropositivem Jon (oxydablen Atomgruppen).

Ueber die Natur des lebenden Protoplasmas lassen sich nach unsern bisherigen Kenntnissen gewisse Anschauungen begründen. Wir müssen vor allen Dingen voraussetzen, das in seinen kleinsten Theilchen das Molekül des Eiweisses in einer eigenthümlichen Gestalt enthalten ist, die Pflüger*) das „lebendige Eiweiss" genannt genannt hat, welches beim Absterben in das „todte Eiweiss" übergeht. Worin in chemischer Beziehung der Unterschied zwischen dem todten und lebenden Eiweiss bestehe, ist eine für die Physiologie im höchsten Grade wichtige Frage, die aber für das Folgende zunächst unerörtert bleibt. Wir dürfen dagegen annehmen, dass das lebende Eiweiss die ganz exorbitante Eigenschaft besitzt, Sauerstoffatome zu assimiliren, um dieselbe bei dem Processe der Dissimilirung auf oxydable Atomgruppen zu übertragen. Nach den Untersuchungen und Auseinandersetzungen von Pflüger haben wir den Process des Stoffwechsels in dem lebenden Protoplasma keineswegs als einen blossen Spaltungsprocess der aufgenommenen C-Verbindungen zu betrachten, sondern vielmehr als einen in demselben stattfindenden Oxydationsprocess, bei welchem der assimilirte O gleichsam in statu nascenti auf oxydable Atomgruppen einwirkt. Wenn wir daher die kleinsten Theilchen des Protoplasma als chemische Moleküle auffassen, so können wir uns vorstellen, dass dieselben aus einem Molekül-Kern bestehen, (Leistungskern, Ehrlich**), welcher im wesentlichen das lebendige oder lebensfähige Eiweissmolekül darstellt und sich nur aus Albuminen bilden kann, und dass dieser Kern mit vielen freien Affinitäten begabt ist, durch welche er einerseits O-Atome, andererseits oxydable Atomgruppen der verschiedensten C-Verbindungen, insbesondere der Kohlehydrate, Fette, Albuminoide u. s. w. bindet. Der chemische Process des Lebens würde während der Ruhe des Protoplasmas vornehmlich in einer Assimilation des O und der oxydabeln Atomgruppen bestehen, während der Thätigkeit desselben in einer Dissimilirung, bei welcher der Molekülkern mehr oder weniger oxydable Atomgruppen durch seinen O verbrennt, ohne selbst wesentlich dadurch verändert zu werden. Zu einer solchen Annahme berechtigen uns unsere Kenntnisse über den chemischen Process im Muskel während seiner Thätigkeit, denn wir wissen,

*) Ueber die physiologische Verbrennung in den lebenden Organismen, Pflügers Arch. X. S. 251.
**) Das Sauerstoffbedürfniss des Organismus. Berlin 1885, S. 7—13.

dass in ihm kein Mehrverbrauch von N haltiger Substanz bei der Kontraktion stattfindet. Wir können daher voraussetzen, dass im Sinne der Hypothese die Moleküle der Muskelsubstanz nur N-lose Seitenketten als oxydable Atomgruppen enthalten*)

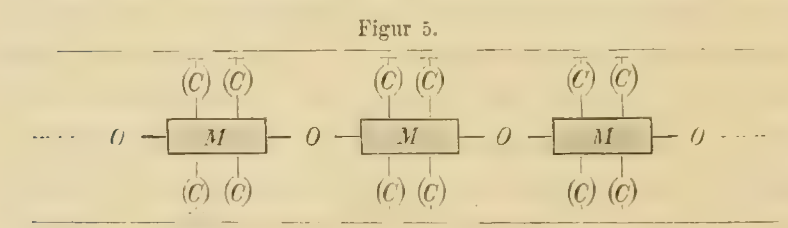
Es entsteht nun weiter die Frage, wie diese Moleküle in der lebenden Materie zu einander gelagert sind. Pflüger stellt sich vor, dass dieselben sich durch freie Affinäten an einander binden und dass das O-Atom die Ursache dieser Bindung sei. Er nimmt an, dass das lebende Molekül durch Polymerisirung wachse und vergleicht es z. B. mit einem zusammengesetzten Aether, in welchem das O-Atom das Bindeglied der Atomgruppen bildet (loc. cit. S. 306).

Es liegt mir fern, im Speciellen auf die Hypothesen über die chemische Constitution des lebenden Moleküls einzugehen. Diese bleiben vielmehr durch die nachfolgenden Speculationen gänzlich unberührt. Nur insofern weiche ich von der Pflüger-schen Hypothese ab, als ich es nicht für plausibel halten möchte, die lebende Substanz als ein einziges Riesenmolekül anzusehen, sondern es für ausreichend halte, eine Aneinanderlagerung begrenzter Moleküle durch Bindungen gewisser Art anzunehmen.

Wenn wir daher nach dieser allgemeineren Betrachtung über die Constitution der lebenden Substanz wieder zu unsrer speciellen Frage zurückkehren, so scheint es mir ausserordentlich nahe zu liegen, auch die elektromotorischen Eigenschaften dieser Substanz mit ihrem molekularen Bau in einen causalen Zusammenhang zu bringen. Ich möchte daher, an die Pflüger'sche Hypothese anknüpfend, mir ebenfalls vorstellen, dass das assimilirte O-Atom das Bindeglied der lebenden Molekule bildet und gelange somit zur folgenden elektromotorischen Hypothese, welche, wie mir scheint, viele Thatsachen befriedigend zu erklären vermag.

Der Leistungskern des lebenden Moleküls sei in Figur 5 als ein kleines, prismatisches Körperchen M dargestellt, dessen Längsaxe dem Längsschnitt der Faser parallel gestellt sein mag. Die dem Querschnitt zugewendete Seite des Kernes sei nun diejenige, welche die O-Atome an sich kettet, und diese seien es wiederum, welche zwei benachbarte Moleküle durch Bindung mit einander ver-

Figur 5.



*) Eine ähnliche Vorstellung ist früher von L. Hermann entwickelt worden, welcher das hypothetische, complicirten Molekül des Muskels „Imogen" nannte und sich dachte, dass es bei der Thätigkeit sich in Myosin, Säure von CO_2 spalte. Diese Hypothese lässt aber die wichtige Rolle des assimilirten O ausser Betracht.

einigen. In der Figur 5 befindet sich daher zwischen je zwei Kernen M das Zeichen O, unter welchem man sich hier eine beliebige Zahl von O-Atomen vorstellen möge, und dieses Zeichen ist durch einen Bindestrich — mit dem Kern verbunden, welcher zunächst nur eine der chemisch ähnlichen Bindung bedeuten möge. An den Längsschnittseiten des Kernes M seien ferner die oxydablen Atomgruppen des Molekuls angelagert, und da in ihnen der Kohlenstoff das wichtigste Brennmaterial bildet, so mögen dieselben unter der Formel (C) zusammengefasst sein. Während der Kern M beim Muskel als N-haltig gedacht werden muss, so nehmen wir die Atomgruppen (C), die oxydablen Seitenketten, als N-lose an. In der Ruhe findet ein beständiger Stoffwechsel in dem Kern sowohl als auch in den Seitenketten des Moleküls statt. Bei der Thätigkeit dagegen tritt ein Mehrverbrauch nur in den Seitenketten ein. Der Erregungsprocess besteht sonach darin, dass O-Atome aus den Molekülen frei werden und dass diese in statu nascenti die oxydablen Seitenketten angreifen. Je stärker der Reiz ist, welcher auf das Molekül einwirkt, um so grösser ist die freigemachte O-Menge, um so stärker der mit der Erregung verbundene Effekt derselben. Die Erregung kann im Muskel bekanntlich nur bis zu einem gewissen Maximum wachsen, d. h. es wird dabei entweder der ganze O-Vorrath erschöpft, was nicht wahrscheinlich ist, oder die letzten O-Atome sind fester gebunden als die zuerst freigemachten, so dass es einen tödtenden Reizes bedarf, um sie aus der Bindung zu lösen. Man kann sich daher denken, dass die Bindung des O immer lockerer wird, je mehr davon assimilirt ist. Schwache Reize machen nur die am lockersten gebundenen O-Atome frei, werden die Reize stärker, so wächst zwar die freigemachte O-Menge, aber nicht in demselben Maasse als die Reize, weil die O-Atome eine immer festere Bindung erleiden, je weniger von ihnen assimilirt ist. Man könnte, um ein Bild für dieses Verhalten zu gewinnen, auch annehmen, dass sich der O schichtweise zwischen die Moleküle einschiebe (Fig. 6). Die dem Molekülkern nächsten Schichten 1 u. 1 werden am festesten gebunden, am lockersten die entfernteste Schicht n. Die letztere wird schon durch den Minimalreiz frei gemacht werden und je stärker die Reize sind, um so mehr Schichten folgen in ihrem Freiwerden zum Zwecke der Oxydation. Mit diesem Bilde vom Verhalten des assimilirten O könnte einerseits die Vorstellung verbunden werden, dass die Schichten von O-Atomen sich nur durch gegenseitige Bindung festhielten, oder es könnte auch angenommen werden, dass die Molekülkerne selbst ihre Attraktion auf alle Schichten ausdehnen, aber mit abnehmender Kraft bei zunehmender Entfernung derselben. Die zwischen den O-Atomen in Figur 6 gezeichneten Bindestriche können daher, je nach Anschauung, beide Arten von Affinitäten bedeuten.

Gehen wir also von der Voraussetzung aus, dass die Querschnittsseiten der Molekülkerne mit O-Atomen besetzt sind, oder wenigstens mit solchen Atomgruppen, in denen der leicht abspaltbare O das wesentlichste Element bildet, so liegt es sehr nahe, auf diese Konstitution der lebenden Substanz auch ihre elektromotorischen Eigenschaften zu beziehen.

Wir können die negative Spannung an dem künstlichen Querschnitt hieraus in folgender Weise ableiten.

Eine jede Trennung der Molekülreihe legt am Querschnitt gleichsam freie O-Atome bloss, welche den Molekülen daselbst anhaften. Es ist daher anzunehmen,

Figur 6.

dass diese ungesättigten aktiven O-Atome sich zu den Molekülreihen ähnlich verhalten, wie die durch einen Strom abgelagerten Jonen, und da wir aus dem Vorangegangenen geschlossen haben, dass die Moleküle polarisirbar sind, so würden sie sich demnach an ihren Querschnittsseiten ähnlich wie mit O geladenes Metall (Platin) in einer Flüssigkeit verhalten. Es würde somit am Querschnitt eine negative, am Längsschnitt der Moleküle eine positive Spannung entstehen, welche den Längsquerschnittsstrom zur Genüge erklären würde. Man sieht ein, dass nach dieser Theorie der Hermann-du Bois'sche Streit über die Praeexistenz der elektrischen Gegensätze seine Bedeutung gänzlich verliert. Man kann unsre Theorie insofern eine Praeexistenztheorie nennen, als sie annimmt, dass in den Molekülen eine praeexistirende Anordnung solcher Atomgruppen vorhanden ist, dass nach Blosslegung des künstlichen Querschnitts der Molekülreihen elektrische Spannungen auftreten, die vorher in gebundenem Zustande schon existirten. Man kann aber diese Theorie auch insofern als Alterationstheorie auffassen, als sie die elektrische Spannung aus einer Trennung sich bindender Atomgruppen entstehen lässt. Er hätte daher hiernach gar keinen Sinn, sich darüber streiten zu wollen, ob die elektrischen Gegensätze in den Molekülen vor der Trennung schon als solche existiren, oder durch die Trennung erst entstehen. Die Bedingung zu ihrer Entstehung muss mindestens schon vorher vorhanden sein, und daher rechtfertigt sich die Anschauung, dass sie

schon vorher in gebundenem Zustande existiren. Ein Streit hierüber würde ebenso unnütz sein, wie etwa darüber, ob bei der Polarisation zweier Platinplatten in Wasser die H- und O-Atome schon vorher mit ihren Elektrizitäten geladen waren oder ob sie diese erst bei der Zersetzung annehmen. Es sagt aber offenbar unsrer Vorstellungsweise zu, vorauszusetzen, dass die H-Atome mit positiver, die O-Atome mit negativer Elektrizität in dem Wassermolekül geladen seien, ohne dass wir diese Ladungen nachzuweisen vermögen, weil wir uns hieraus erklären, dass der H sich der Kathode, der O der Anode zuwendet. Diese vorausgesetzten elektrischen Ladungen der Atome im Molekül sind ja doch mit ihren chemischen Affinitäten höchst wahrscheinlich identisch.

Aus unsrer Theorie liesse sich auch eine Entwickelungszeit des Längsquerschnittstromes ableiten, wenn eine solche, wie oben bemerkt, sich aus dem Versuche ergäbe. Es würde diese Zeit in Anspruch genommen werden durch die Umwandlung der chemischen oder molekularen Bindung des O in elektrische Ladung. Doch dürfte, wie eben auseinandergesetzt, nur ein solcher Versuch maassgebend sein, bei welchem ein reiner, freier Querschnitt angelegt wird.

Nach diesen Betrachtungen steht nichts im Wege, die einzelne Moleküle der Reihe als peripolare im Sinne der du Bois'schen Theorie anzusehen, nur mit dem Unterschiede, dass wir sie uns nicht von Molekularströmen umflossen denken, weil ihre elektrischen Spannungen nach allen Seiten gänzlich neutralisirt sind. Denken wir uns aber ein einzelnes Molekül in der Ernährungsflüssigkeit liegend, so würde es allerdings beständig von solchen Molekularströmen umflossen sein, wie sie du Bois an seinen Molekülen voraussetzte.

Die O-Bindung an und zwischen den Molekülen besitzt nach unsrer Vorstellung einerseits den Charakter einer mehr oder weniger locker chemischen, so dass sie durch eine auslösende Kraft leicht gesprengt werden kann, andrerseits den Charakter einer polarisatorischen Ladung. Es liegt daher der Gedanke nahe, dass die oxydablen Seitenketten des Moleküls, welche wir uns an der Längsschnittseite angelagert denken, eine ähnliche Rolle spielen. Ertheilen wir ihnen den Charakter von elektropositiven Jonen, vergleichbar dem am negativen Platinpol gebundenen H einer Zersetzungszelle, so entsteht zu der negativen Spannung des Querschnitts noch eine positive des Längsschnitts, oder vielmehr es addiren sich die elektromotorischen Kräfte beider Ladungen ru der Kraft des Längsquerschnittstroms. Hiermit sind wir zu einer Theorie der elektromotorischen Eigenschaften der Nerven- und Muskelfaser gelangt, welche, wie ich glaube, eine grosse Reihe von bis jetzt bekannten Vorgängen in diesen Organen

zu erklären vermag, d. h. im Stande ist, sie auf die von uns gemachten Annahmen über die Constitution und Aneinanderlagerung der Moleküle in der lebenden Substanz zurückzuführen. Im Nachfolgenden wird es sich erweisen, in wie weit diese Theorie das Versprochene zu halten vermag.

§ 3. Schema der elektromotorischen Elemente in der Faser. — Modell derselben aus prismatischen Körperchen von Platin, welche an ihren Längsseiten mit H, an ihren Querseiten mit O beladen sind. — Ruhestrom. — Parelektronomie.

Bevor wir zu einer Ableitung der elektromotorischen Erscheinungen aus unsrer Theorie schreiten, dürfte es nützlich sein, ein einfaches Schema zu construiren, um an diesem jene Erscheinungen nachzuahmen. Während du Bois-Reymond zur Versinnlichung seiner Molekeltheorie ein Modell aus zwei Metallen (Kupfer, Zink) in einer leitenden Flüssigkeit wählte, werden wir, wie schon oben angedeutet, für unsre Theorie ein in bestimmter Richtung mit Jonen beladenes Metall, am besten Platin, in einer Flüssigkeit dazu benutzen können. Denken wir uns dementsprechend die einfachste Combination dieser Art, welche den Ruhestrom liefern würde, so genügte es, jede Molekülreihe der Faser mit einem Platindraht zu vergleichen, welcher an seiner ganzen Oberfläche dem Längsschnitt gleichmässig mit elektropositivem Jon z. B. mit H beladen wäre und in einer leitenden Flüssigkeit läge. Der Einfachheit halber wollen wir annehmen, dass er an seinen Enden, die wir die natürlichen nennen wollen, auch mit H von derselben Dichtigkeit besetzt sei, oder wir können uns aus unsrer obigen Vorstellung von dem Verhalten der Molekülreihen an den Sehnenenden entsprechend auch vorstellen, dass der Draht an beiden Enden mit einem zweiten ringförmig geschlossen sei.

Es ist klar, dass unter diesen Umständen ein Strom von irgend welchen Punkten des Modells nicht ableitbar sein wird, entsprechend dem Verhalten des vollkommen parelektronomischen Muskels. Dagegen muss ein Strom auftreten, sobald ein Querschnitt angelegt wird, da letzterer ungeladen ist, und zwar im Sinne des ruhenden Muskel- und Nervenstromes. Dieser Strom würde in diesem Falle so lange anhalten, bis ein Ausgleich der Dichtigkeiten des H am Längs- und Querschnitt eingetreten sein würde. Dieses allmähliche Verschwinden des Stromes durch Depolarisation könnte man allenfalls dem Aufhören des Muskel- und Nervenstromes beim Absterben resp. nach Anlegung des Querschnitts analog setzen. Indessen sind wir zu einer solchen Deutung noch nicht berechtigt. Wir müssen vielmehr erst überlegen, ob dieses einfache Schema

schon ohne weiteres allen Anforderungen genügt. Dies ist offenbar nicht der Fall. Denn die lebende Molekülreihe unterscheidet sich von dem mit H beladenen Platindraht principiell dadurch, dass sie zwei verschiedenartige chemische Componenten enthält, die oxydablen Atomgruppen und den assimilirten O, welche zusammen eine gewisse Quantität Spannkraft repräsentiren, während der H des Platindrahtes nur dem ersten dieser beiden Componenten analog zu setzen ist. Zwar ist auch hierin schon eine Summe von Spannkraft enthalten, wovon ein Theil zur Auslösung kommt, wenn wir einen Querschnitt freilegen würden. Dies könnte man etwa mit der durch Schnitt erfolgenden Auslösung einer Erregung vergleichen. Indessen könnte im übrigen eine Reizung nur dadurch herbeigeführt werden, dass O, der zur Verbrennung des H diente, aus der leitenden Flüssigkeit entwickelt würde, da er als solcher in dem Platindraht nicht vorräthig ist. Aber abgesehen davon, würde das Schema schon bis zu einer gewissen Grenze dem Zuckungsgesetz für den constanten Strom folgen. Denn ein zugeleiteter Strom würde an der Kathode O entwickeln, welches sich mit H des Drahtes verbinden würde, während an der Anode sich der H vermehren würde. Diese Vorgänge würden Erregung an der Kathode beim Schliessen und während der Stromesdauer bedeuten, an der Anode dagegen Ruhe. Umgekehrt beim Oeffnen. Durch Depolarisation würde nun Oxydation = Erregung an der Anode stattfinden, wo der überschüssige H verschwinden, während an der Kathode sich wieder H ansammeln würde, also Ruhe vorhanden wäre. Wir sehen also, dass dieses einfache Schema unsern Anforderungen schon ein wenig nahe kommt. Sehr viel ausgiebiger wird aber die Analogie mit dem Verhalten der Molekülreihe, wenn wir dem Schema auch die molekulare Form ertheilen. Als Moleküle denken wir uns analog dem Leistungskern des lebenden Moleküls kleine prismatische Körperchen aus Platin, welche in einer Längsreihe angeordnet sind, und welche an ihren Längsseiten mit H beladen sind, an ihren einander zugewendeten Querschnittsseiten dagegen mit O. Ein solches Modell würde gleichsam ein Aggregat von kleinen Polarisationselementen darstellen, die aber so angeordnet sind, dass eine spontane Abgleichung ohne Störung des vorhandenen Gleichgewichtes nicht stattfindet.

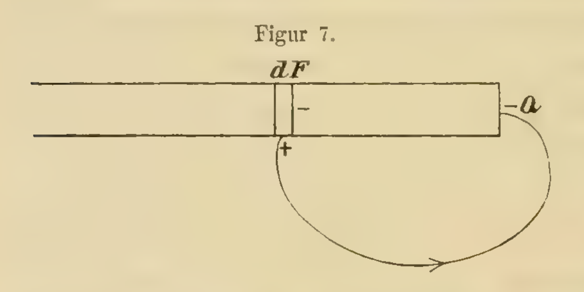
Die Ströme zweier benachbarten Elemente als Molekularströme betrachtet, heben sich gegenseitig auf, so dass sich ihre Ladungen dadurch intakt bleiben. Man kann daher annehmen, dass man es hier nur mit einander entgegengerichteten Spannungen zu thun hat. Aber wenn man den kleinen Elementen eine endliche Grösse ertheilt, so könnte man auch zwischen ihnen eine Differenz dieser Molekularströme voraussetzen, welche mit einem Verbrauch von Jonen verknüpft sein würde, und diese be-

ständige, verhältnissmässig geringe Verzehrung von Jonen könnte man dem Oxydationsstoffwechsel der Organe in der Ruhe analog setzen.

Wir haben nun mit Hülfe dieses Modelles eine strengere Herleitung der Ruheströme und ihrer elektromotorischen Kraft zu geben. Wenn wir nach Anlegung eines Querschnittes einen Längsquerschnittstrom ableiten, so haben wir es mit der Summe der positiven Ladung am Längsschnitt und der negativen Ladung am Querschnitt zu thun. Wir müssen jedoch noch die Frage entscheiden, wo wir uns den Sitz dieser negativen Ladung denken, wenn wir einen bestimmten Längsschnittpunkt mit dem Querschnitt verbinden, ob in dem freigelegten Querschnitt oder in dem gedachten Querschnitt derjenigen Moleküle, deren Längsschnitt wir ableiten. Es sei also in Figur 5 das zweite Molekül vom Querschnitt abgeleitet, so ist klar, dass die Kraft des abgeleiteten Stromes nicht von der Kraft der negativen Ladung am freien Querschnitt abhängt. Denn die O-Ladung des Moleküls am Querschnitt kann nach beiden Seiten hin als gleich und entgegengesetzt angenommen werden. Es bleibt mithin als Kraft der negativen Ladung die des zweiten Moleküls übrig, folglich wird die Kraft des Längsquerschnittstromes immer nur von der Ladung der am Längsschnitt abgeleiteten Moleküle abhängen.

Denken wir uns ein Querschnittselement dF einer Faser (Fig. 7) am Längsschnitt verbunden mit einem beliebigen Querschnitt Q, so können wir als Kraft des Stromes die Kraft des Querschnittselements betrachten, wenn es isolirt abgeleitet wäre. Nun müssen wir aber noch eine andre Modification unsres Schemas in Betracht ziehen, die auch im Stande ist, die elektromotorischen Erscheinungen zur Genüge zu erklären. Wir können nämlich auch annehmen, dass in den Molekülreihen weder negative Ladungen an den Querschnitten der Moleküle präexistiren noch nach Anlegung des Querschnittes entstehen, sondern dass nur an den Längsschnitten der Moleküle positive Ladungen vorhanden seien. Es wäre demnach die Molekülreihe wiederum dem mit H beladenen Platindraht vergleichbar. Aber diese Vorstellung würde nicht ausreichen, sondern da wir den Molekülen die Fähigkeit der O-Assimilirung zuertheilen, so müssen wir diesen innerhalb der Moleküle voraussetzen, und zwar in einem leicht abspaltbaren Zustande, doch so, dass er keine Ladungen erzeugt. Legen wir einen Querschnitt an, so würden wir auch einen Längsquerschnittstrom erhalten, welcher nur von der Kraft der positiven

Figur 7.



Ladung herrühren würde, und zwar immer von derjenigen, welche dem abgeleiteten Längsschnittspunkte zugehört. Diese Modification des Schemas würde also auch im Stande sein, die Ruheströme zu erklären, und wir werden zu überlegen haben, ob sie auch die übrigen Vorgänge befriedigend zur Anschauung bringen kann.

Auf das Gesetz des Muskelstromes und die schwachen Ströme des Längsschnittes brauche ich hier nicht weiter einzugehen, da sich dieses Alles in bekannter Weise von selbst ergiebt, sobald ein Längsquerschnittsstrom überhaupt vorhanden ist. Doch will ich besonders hervorheben, dass bei Ableitung zweier Längsschnittspunkte der Strom immer gleichsam als Differenz zweier entgegengesetzter Ströme zu betrachten ist, welche den abgeleiteten Elementen der Faser angehören, wie ich dies schon in meinen Untersuchungen *) erläutert habe. Die schwachen Ströme des Längsschnittes lassen sich am besten auf das vom Querschnitt aus fortschreitende Absterben zurückführen. Die Kraft der Moleküle, d. h. ihre Ladungen, nehmen mit der Zeit stetig ab, haben daher sehr bald ein Maximum im Aequator, ein Minimum am Querschnitt selbst. Es nimmt daher die positive Spannung nach dem Aequator hin stetig zu.

Das Verhalten der natürlichen Enden des Muskels oder seine sog. Parelektronomie bedarf einer besonderen Besprechung im Sinne unsrer Theorie. Wir haben aus gewissen Gründen den Schluss gezogen, dass die Kette der lebenden Moleküle an den Sehnenenden eine geschlossene ist, dass freier Querschnitt der Molekülreihe hier nicht vorhanden sei. Es geht daraus hervor, dass am natürlichen Querschnitt negative Spannung nicht auftreten kann, so lange derselbe unverletzt ist. Wohl aber ist es denkbar, dass schwache Ströme von unbeständiger Stärke in gewöhnlicher Richtung sich bei der Ableitung zeigen, wenn die Endmoleküle der Reihe eine geringere Ladung besitzen als am reinen Längsschnitt des Muskels. Letzteres kann allerdings nicht nur am eben ausgeschnittenen Muskel, sondern auch schon im lebenden Körper der Fall sein. Das erklärt sich nach unsrer Auffassung dahin, dass die Stärke der Ladungen vom Ernährungszustande abhängig ist, der keineswegs an allen Stellen des Muskels derselbe ist. Es ist im höchsten Grade wahrscheinlich, dass der Ernährungszustand des Muskels in seinem Hilus, wo er am reichlichsten mit Gefässen versorgt ist, ein bessrer ist, als an den sehnigen Enden. Daraus würde sich auch erklären, dass der isolirte Muskel am schnellsten von diesen aus abstirbt, und dass sich daher sein Strom so ausserordentlich leicht entwickelt.

---

*) Seite 65.

Die Parelektronomie des Muskels lässt noch eine andere Auffassung zu. Nehmen wir mal an, die Molekülreihe endige an der Sehne mit freiem Querschnitt und negativer Ladung, so würde ein beständiger Strom in den Enden der Easern kreisen. Dieser müsste aber, wenn er anhielte, ohne dass ein Absterben hinzukäme, mit der Zeit eine so starke innere Polarisation erzeugen, dass er sich selbst compensiren würde. Die negative Ladung des Endmoleküls würde hierdurch aufgezehrt werden, d. h. es würde dieses Molekül, wie es du Bois-Reymond annahm, seine positive Seite nach aussen kehren und in dem gesetzmässigen Strome entgegen wirken. Es versteht sich von selbst, dass auf diese Weise die Parelektronomie nicht etwa entstanden zu denken ist, denn der entwickelte Strom ist eben während des Muskelwachsthums niemals vorhanden gewesen, vielmehr konnte sich ein freies Endmolekül mit negativer Spannung am Querschnitt überhaupt zu keiner Zeit von selbst bilden. Wir sehen aber daraus, dass die Parelektronomie jederzeit entstehen müsste, sobald in einer Muskelwunde freier Querschnitt blossliegt, wenn durch den Ernährungsprocess eine Heilung eingeleitet wird. Die Versuche von Engelmann zeigen, dass der verletzte Muskel in diesem Falle seinen Strom verliert, der künstliche Querschnitt sich in einen natürlichen verwandelt. Wir sehen also, dass unsre Theorie in mannigfacher Weise zur Erklärung der Vorgänge ausreicht. Im Uebrigen ziehe ich es doch vor, an der oben begründeten Anschauung von der Continuität der Molekülreihen auch für die Parelektronomie Anwendung zu machen, und das Verschwinden des Stromes bei der Heilung einer Muskelwunde dadurch zu erklären, dass bei diesem Processe die zerrissenen Molekülreihen sich wieder vollkommen schliessen.

§ 4. Reizung und negative Schwankung. — Elektrische Reizung und Zuckungsgesetz. — Elektrotonus.

Wir gehen nun daran, diejenigen Vorgänge zu besprechen, welche während der Thätigkeit der Organe stattfinden. Eine jede Reizung derselben hat zur Folge, dass an der erregten Stelle eine Spaltung in dem Molekül eintritt, bei welcher ein Theil der Ladungen sich mit einander vereinigt. Dieser Vorgang ist die negative Schwankung. Der einwirkende Reiz stört das labile Gleichgewicht der mit einander verbundenen Moleküle derartig, dass sich dieser Vorgang durch die ganze Molekülreihe fortpflanzt, in Form einer Reiz- oder Erregungswelle. Es wird darauf ankommen, zu begründen, auf welche Weise die verschiedenen und bekannten Reize diesen Erfolg herbeizuführen vermögen.

Nehmen wir an, dass durch einen beliebigen Reiz eine Abnahme der Ladungen in den Molekülen erzeugt ist, so ist klar, dass in Folge dessen eine jede erregte Stelle sich negativ gegenüber einer ruhenden verhalten muss. Ein abgeleiteter Längs- und Querschnittsstrom wird eine rein negative Schwankung erleiden, die um so stärker sein muss, je mehr die Moleküle des abgeleiteten Längsschnittpunktes an Kraft verlieren. Pflanzt sich die Reizwelle zum Querschnitt hin fort, so nehmen auch bis zu diesem die Ladungen der Moleküle ab, aber ist die Welle zum Querschnitt gelangt, so kann sie nicht einen Strom in umgekehrter Richtung erzeugen, etwa eine zweite positive Phase der Schwankung, weil die Ladungen der Moleküle nach ihren Querschnittsseiten hin immer die gleichen sind. Befindet sich in Figur 7 das Endmolekül in negativer Schwankung, so entsteht dadurch keine Aenderung des durch den angelegten Bogen abgeleiteten Stromes, denn dasselbe wendet ja nach beiden Richtungen hin seine negativen Seiten, deren Spannungen auch während der Schwankung immer gleichartig bleiben müssen. Wie das Endmolekül verhalten sich aber auch alle Moleküle, welche zwischen Längsschnittspunkt und Querschnitt liegen, so dass das Fortschreiten der Reizwelle zum Querschnitt eine zweite Phase der Schwankung nicht hervorrufen kann. Dieser Punkt ist für die Beurtheilung unsrer Theorie von Wichtigkeit, namentlich gegenüber der Hermann'schen Contakttheorie. Nach letzterer ist schwer einzusehen, weshalb der Längsquerschittstrom nicht eine zweite Phase der Schwankung besitzt, denn man sollte meinen, dass die am Querschnitt anlangende Reizwelle diesen noch stärker negativ gegen die lebende Substanz machen müsste. Man kann nach Hermann sich diesem Einwande nur dadurch entziehen, dass man die Reizwelle bis zum Querschnitt allmählig zu Null abnehmen lässt.

Bei Ableitung zweier Längsschnittspunkte hingegen, haben wir es mit zweien Phasen der Schwankung zu thun, von denen jede sich durch die negative Schwankung in den Molekülen derjenigen Stelle erklärt, welche sich im Erregungszustande befindet, während sich die Reizwelle über die Faser ausbreitet. Ganz ebenso wird es sich bei der Ableitung des parelektronomischen Muskels verhalten, denn das natürliche Ende der Faser reagirt ja ganz ebenso wie der Längsschnitt und die Gesammtschwankung des Muskels ist daher von dem zeitlichen Ablauf der Reizwelle an den abgeleiteten Stellen abhängig.

Die Molekülreihen sind nach unsren früheren Voraussetzungen als polarisirbare Leiter anzusehen, welche in einer elektrolytischen Ernährungsflüssigkeit liegen, vergleichbar dem Metalldraht des Hermann'schen Kernleitermodells. Jetzt aber haben wir ihnen noch eine andre wichtige Eigenthümlichkeit zuertheilt. Sie sind nicht nur

äusserlich polarisirbar, sondern sie sind in ihrem normalen Bestande bereits mit gewissen Jonen beladen, gleichsam als ob sie durch einen von aussen zugeführten Strom polarisirt worden wären. Ein solcher ist aber nicht die Ursache der Ladung, sondern diese ist in der chemischen Constitution des Moleküls begründet, welche eine beständige Aggregirung gewisser Atomgruppen herbeiführt. Dieser Vorgang bildet einen wesentlichen Faktor des Ernährungsprocesses und der nach der Thätigkeit stattfindenden Restitution. Wenn in Folge einer Erregung die Ladung der Moleküle um eine gewisse Grösse abgenommen hat, so wird sofort eine Wiederansammlung der Jonen entsprechend dem Verlust und dem Vorrath an Ernährungsmaterial vor sich gehen, vermöge der dem Molekülkern eigenthümlichen chemischen und physikalischen Attraktionen. Daher folgt auf den absteigenden Theil der negativen Schwankung des Ruhestromes mit grössrer oder geringerer Geschwindigkeit und bis zu einer grösseren oder geringeren Höhe das Wiederansteigen des Stromes. Ich betrachte daher den ersten absteigenden Theil der negativen Schwankung, resp. den aufsteigenden Theil der Reizwelle, als die „Entladung" der Moleküle, den wiederansteigenden Theil der Schwankung oder den absteigenden Theil der Reizwelle als die „Wiederladung" der Moleküle.

Nach einem jeden einzelnen momentanen Reize entsteht, wie wir wissen, eine Einzelschwankung, welche einem dem Organe und seinem Zustande zukommenden Verlauf hat, und uns ein Bild des ablaufenden Erregungsprocesses giebt. Es ist hier nicht der Ort, auf das Verhalten der Schwankung gegenüber der Dauer und Art des Reizes einzugehen. Wir wollen hier nur bemerken, dass, wenn die Wiederherstellung des Ruhestromes das Zeichen für die Restitution des Moleküle durch Beladung mit neuen Atomgruppen aus der Ernährungsflüssigkeit ist, Dauer und Verlauf der negativen Schwankung resp. Reizwelle wesentlich von dem Ernährungs- und Ermüdungszustande des Organes abhängig sein würde. Geht die Assimilirung in Folge mangelnden Ernährungsmateriales oder durch in Folge von Anhäufung chemischer Zersetzungsprodukte, wie dies im Zustande der Ermüdung eintritt, langsam vor sich, so wird die Dauer der Schwankung sich nicht allein ausdehnen, sondern es wird auch der Ruhestrom seine vorige Höhe nicht wieder erreichen, das Ende der Schwankung wird in die sogenannte Nachwirkung continuirlich übergehen.

Es wird nun wohl am zweckmässigsten sein, zuerst zu erörtern, in welcher Weise der elektrische Strom zugleich mit der Erregung die bekannten elektromotorischen Veränderungen herbeiführt. Es wird sich hierbei ergeben, ob es uns gelingt, mit

Hilfe unsrer Theorie diejenigen Voraussetzungen über die Stromeswirkung zu begründen, welche wir im vorigen Abschnitt als solche angenommen haben.

Der elektrische Strom erregt die lebende Faser nur unter der Bedingung, dass er in die unverletzten Molekülreihen, sei es am Längsschnitt oder am natürlichen Ende, ein- oder austritt. An diesen Ein- und Austrittsstellen finden Polarisationen statt, welche offenbar die Ursache der durch den Strom herbeigeführten Zustände sind. Da wir nun aber die Moleküle selbst als mit Jonen beladene Körperchen ansehen, so ergiebt sich daraus die Folgerung, dass die durch den Strom abgelagerten Jonen auf die Moleküle und ihre Ladungen in eigenthümlicher Weise einwirken. Hierauf ist die elektrische Erregbarkeit der lebenden Faser zurückzuführen.

Bedenken wir zuerst, wie sich der Vorgang an den kathodischen Stellen der Faser beim Schliessen des Stromes gestalten muss. Die Stromfäden treten hier aus den Längsschnitten der Molekülreihen in die elektrolytische Ernährungsflüssigkeit ein und scheiden daselbst ein negatives Jon ab, welches nach unsrer obigen Hypothese wahrscheinlich O ist. Da aber an den Längsseiten die Moleküle mit positivem Jon beladen sind, so müssen diese sofort der Oxydation anheimfallen, und darin besteht der Anstoss zu dem hier auftretenden Erregungsprocesse. Wir betrachten die Moleküle zugleich als chemische Individuen, deren Bestand erschüttert wird, sobald jene oxydablen Seitenketten, welche wir als elektropositive angenommen haben, angegriffen werden. Ein Antheil des intramolekularen O, welchen wir als den elektronegativen Bestandtheil des Moleküls betrachten, wird in Folge dessen frei, und so tritt eine Spaltung des Moleküls ein, welche mit einer Oxydation gewisser Atomgruppen einhergeht. Diesen innern chemischen Process deuten wir als Erregung. Er giebt sich zugleich als negative Schwankung des Moleküls zu erkennen.

Es wird hierdurch auch verständlich, dass die Erregung mit der Zunahme des erregenden Stromes in einem gewissen Maasse wachsen muss. Von der Menge des abgeschiedenen O und der Menge der hierdurch angegriffenen oxydablen Atomgruppen wird es abhängig sein, wie viel von dem Vorrath des intramolekularen O freigemacht werden wird. Wir müssen uns denken, dass in dem ruhenden Molekül der O und die oxydablen Atomketten in einem gewissen Mengenverhältnisse zu einander stehen. Enthält das Molekül viele oxydablen Atomgruppen, so kann es auch eine entsprechend grosse O-Menge binden, welche gerade zur inneren Oxydation ausreichen wurde. Werden dem Molekül aber oxydable Atomgruppen entzogen, so lockert sich auch die Bindung des intramolekularen O, und es wird um so mehr von letzterem frei gegeben, je mehr von den ersteren vom Molekülkern abgelöst worden sind. Wenn also der

elektrolytische O eine wenn auch nur geringe Menge der oxydablen Atomgruppen angegriffen hat, so ist der Gleichgewichtszustand im Molekül gestört, und es wird um so mehr intramolekularer O freigelassen werden, je grösser die Menge des abgeschiedenen O gewesen ist. Dieser Vorgang der Spaltung und Oxydation wird sich so lange fortsetzen, bis ihm durch diejenigen Kräfte, welche durch Bindung neuer Atomgruppen die Restitution des Moleküls bewirken, Einhalt geboten wird. So wird nach einer gewiss sehr complicirten Funktion die Erregung mit der Stärke des zugeleiteten Stromes resp. mit der Zunahme der Polarisation an den Molekülen bis zu einem gewissen Maximum anwachsen.

An der Anode kann hingegen bei der Schliessung eine Erregung nicht vorhanden sein, denn es werden hier am Längsschnitt nur positive Jonen aus der Ernährungsflüssigkeit abgeschieden, welche einen Oxydations- und Spaltungsprocess nicht verursachen können, die sich vielmehr zu den bereits hier gebundenen positiven Jonen hinzugesellen.

Auf welche Weise sich nun während der Stromesdauer die Erregbarkeit an der Anode und Kathode ändert, haben wir schon in dem Abschnitt I auseinander gesetzt. Es findet an der Kathode eine beständige Ablagerung von negativem Jon (aktiven O) wenn auch langsamer als im ersten Momente der Schliessung, ein beständiges Verzehren von positiven Jonen und mithin eine Lockerung des Moleküls statt, welche in einer erhöhten Reizbarkeit ihren Ausdruck findet (Katelektrotonus). Auch haben wir auf denselben Process die Dauererregung an der Kathode zurückgeführt, die im Nerven häufig zum Vorschein kommt, und im Muskel constant zu beobachten ist. Dass sie sich im motorischen Nerven nicht beständig zeigt, kommt daher, dass durch die innere Polarisation der Strom in den Molekülreihen sehr schnell bis auf einen verhältnissmässig kleinen Rest herabsinkt und die Entwickelung des negativen Jon an der Kathode daher nur langsam erfolgt. An der Anode entwickelt sich namentlich eine sehr starke Polarisation, weil sich das positive Jon hier anhäuft. An der Kathode dagegen befindet sich die Elektrolyse in einem beständigen Kampfe mit der elektrochemischen Constitution des Moleküls, indem das negative Jon die elektropositiven Seitenketten des Moleküls verzehrt. Bei schwächeren Strömen ist dieser Vorgang aber ein so langsamer, dass der motorische Nerv den Muskel hierdurch nicht zu erregen vermag. Der sensible Nerv dagegen giebt die Dauererregung an der Kathode wegen der höheren Empfindlichkeit der sensiblen Centra sehr deutlich kund.

Die Deutung der Oeffnungserregung ergiebt sich nun mit Leichtigkeit aus den

gegebenen Praemissen. An der Kathode hört beim Oeffnen des Stromes die Verzehrung der positiven Molekülbestandtheile auf und es beginnt im Gegentheil eine Wiederansammlung dieser Bestandtheile vermöge einer chemischen Restitution des Moleküls. Unterstützt aber wird dieser Vorgang dadurch, dass vermöge der Depolarisation sich nun positive Jonen an der Kathode ansetzen, welche dem Molekül sehr schnell seine normale elektromotorische Eigenschaft wieder verleihen. Nun haben wir es schon ausgesprochen, dass es ausserordentlich nahe liegt, anzunehmen, dass diejenigen innern Jonen, welche der Strom aus der Ernährungsflüssigkeit abscheidet, in ihrer chemischen Zusammensetzung mit den elektrochemischen Seitenketten übereinstimmen, mit denen die Moleküle geladen sind. Die Depolarisation an der Kathode nach der Oeffnung des Stromes ist also zugleich ein Theil des hier stattfindenden Restitutionsprocesses, der in einer Assimilirung oxydabler Atomgruppen besteht. Verbunden hiermit oder eine Folge hiervon, muss es denn sein, dass das Molekül vermöge seiner chemischen Attraktionen auch neuen intramolekularen O ansammelt, so weit derselbe aus der Ernährungsflüssigkeit bezogen werden kann. Dieser letztere Process mag mehr oder weniger schnell dem ersteren folgen, und daraus erklärt sich das Stadium der gesunkenen Erregbarkeit, welches dem Katelektrotonus unmittelbar folgt und erst allmählig in den normalen Zustand übergeht.

Der Vorgang an der Anode während der Stromesdauer erhält nach der eben gemachten Annahme eine weitergehende Bedeutung. Die Ablagerung der positiven Jonen hierselbst ist als eine Assimilirung oxydabler Atomgruppen zu betrachten, welche dem Molekülkern gegenüber sich ähnlich verhalten, wie die im normalen Zustande gebundenen Atomgruppen. Sie können aber von diesem nur so lange festgehalten werden, als die Polarisation besteht. Dass nun während des Anelektrotonus ein Zustand verminderter Erregbarkeit existirt, werden wir jetzt noch plausibler deduciren können. Ein sogenannter schwacher Reiz, z. B. ein schwacher Strom wird zur Folge haben, dass an seiner Kathode sich die Menge des positiven Jon etwas vermindert, aber es wird hierbei noch kein intramolekularer O freigemacht werden, da das Molekül auch mit weniger positiven Jonen in seinem Bestande erhalten bleibt. Es werden also die Moleküle durch die Beladung mit positiven Jonen vor der Spaltung gleichsam geschützt, d. h. unerregbar gemacht. Eine Erregung beginnt erst dann, wenn an der Kathode des erregenden Stromes soviel positive Jonen fortgenommen werden, dass das Molekül auch nicht mehr im Stande ist, den intramolekularen O festzuhalten. Wir gelangen zu der Vorstellung, dass die Festigkeit des Moleküls, d. h. seine Widerstandsfähigkeit gegen Reize, von dem Verhältniss seiner positiven

und negativen Atomgruppen zu einander abhängig ist. Ueberwiegen die positiven gegen die negativen, so wird das Molekül fester, überwiegen aber die negativen gegen die positiven, so wird das Molekül in seinem Bestande lockerer, es lässt den überschüssigen negativen O leichter los. Das erstere ist der Fall im Zustande des Anelektrotonus, das letztere in dem des Katelektrotonus, in welchem die positiven Atomgruppen durch das negative Jon beständig vermindert werden.

Beim Oeffnen des Stromes kann die Erregung nur an der Anode vor sich gehen. Die Depolarisation leitet hier die Verbrennung der angesammelten positiven Jonen ein, und reisst die positiven Atomgruppen des Moleküls mit in diesen Process hinein. Während der Stromdauer hat sich intramolekularer O angesammelt, welcher nicht zur Verzehrung gekommen ist, denn je mehr positive Atomgruppen das Molekül enthält, desto mehr O kann auch von demselben festgehalten werden. Bei der Oeffnung aber entladet sich zugleich mit der Depolarisation des Moleküls der überschüssige O und verursacht einen starken Erregungsprocess.

Die Erklärung der elektrotonischen Ströme stimmt, wie wir schon oben ausgeführt haben, mit der von Hermann gegebenen im Princip überein, nur mit dem Unterschiede, dass wir die Polarisation und ihre Ausbreitung an den Molekülreihen stattfinden lassen. Die positiven und negativen Spannungen werden also bezüglich von der Anode und Kathode sich in die extrapolaren Strecken hinein ausdehnen, und so die gesetzmässige Richtung der abgeleiteten elektrotonischen Ströme verursachen. Von der Anode geht eine Zone positiver Polarisation aus, bestehend in einer mit der Entfernung vom Pol abnehmenden Ladung der Molekülreihen mit positiven Jonen, von der Kathode eine solche negativer Polarisation. Ein jeder der Anode nähere Punkt des Längsschnitts muss sich positiv gegen den entfernteren verhalten, und jeder der Kathode nähere negativ gegen den entfernteren. Die Ausbreitung der positiven und negativen Polarisation fällt zusammen mit den Veränderungen der Erregbarkeit in den extrapolaren Strecken.

Die Weite der Ausbreitung elektrotonischer Ströme wird cet. par. von gewissen Verhältnissen abhängig sein. Im Muskel ist eine solche kaum wahrnehmbar, ebenso wenig nach den Versuchen von Bezold eine extrapolare Aenderung der Erregbarkeit. Hermann erklärt dies daraus, dass der Nerv eine verhältnissmässig grössere Masse indifferenten Leiters enthält als der Muskel. Dieser Umstand müsste allerdings eine grössere Ausbreitung der anodischen und kathodischen Strecke herbeiführen. In Uebereinstimmung hiermit würde es auch sein, dass nach Hering und Biedermann die marklosen Fasern des Olfactorius bei Fischen keinen merklichen Elektrotonus in

den extrapolaren Strecken besitzen, wenn wir auch das Nervenmark zu dem indifferenten Leiter rechnen, und nur den Axencylinder als polarisirbaren Leiter, resp. Bündel polarisirbarer Molekülreihen betrachten.

Da die anelektrotonischen Ströme cet. par. immer stärker sind als die katelektrotonischen, könnten wir annehmen, dass die anodische Polarisation die kathodische überwiegt. Ein Analogon hierzu wäre die Thatsache, dass die H-Polarisation am Platin grösser ist als die I- und Br.-Polarisation an demselben. Wir müssen aber ferner nach unsrer Theorie noch den Umstand hervorheben, dass ja an der Kathode das negative Jon beständig verzehrt wird durch die positiven Atomgruppen der Moleküle, während an der Anode das positive Jon sich ansammelt. Durch die Polarisation wird aber eine weitere Ansammlung von negativem Jon während der Stromesdauer in hohem Grade herabgesetzt. Es muss also die kathodische Polarisation immer geringer erscheinen als die anodische.

Die Fortpflanzung der elektrotonischen Ströme ist von mir untersucht worden*) und die Geschwindigkeit derselben kleiner gefunden worden als die der Erregung. Dass die Ausbreitung der Polarisation an den Molekülreihen eine gewisse Zeit in Anspruch nehmen wird, lässt sich leicht begreifen. Die Entstehung der Polarisation an Metallplatten ist keine momentane, sondern, wie ich durch Versuche gezeigt habe, eine solche, dass sie in einer messbaren Zeit zuerst schnell, dann mit abnehmender Geschwindigkeit zu einem Maximum ansteigt.**) Wie schnell dies nun im Nerven und Muskel unmittelbar an den Elektroden geschieht, muss noch durch Versuche ermittelt werden, aber das Ansteigen der elektrotonischen Ströme in den extrapolaren Strecken zeigt uns bereits, dass die Polarisation hier an jeder Stelle erst nach einer messbaren Zeit ihr Maximum erreicht. So lange aber an einer dem Pole näher gelegenen Stelle das Maximum noch nicht erreicht ist, kann auch an den entfernteren Stellen der Vorgang noch nicht zur Ruhe gekommen sein und muss eine weitere Ausbreitung der Polarisation verursachen. Also erreichen die extrapolaren Stellen um so später ihr Maximum der Polarisation, je weiter sie von den Polen entfernt sind, und ebenso nimmt dieses Maximum in einer uns bekannten Weise mit der Entfernung stetig ab.

*) Archiv für Anatomie und Physiologie. 1886. S. 197.
**) Naturwissenschaftliche Rundschau. 1887. S. 9

§ 5. Manifeste und latente Kraft des Nervenstroms. — Negative Schwankung bei latenter Kraft. — Absolute Grösse der negativen Schwankung. — Beziehung der negativen Schwankung zum Katelektrotonus. — Katelektrotonus und wirkliche latente Kraft des Nervenmoleküls.

Es ist von Engelmann*) die sehr wichtige Thatsache gefunden worden, dass die Kraft des Nervenstromes nach Anlegung des Querschnitts stetig bis fast auf Null absinkt, ohne dass unter günstigen Bedingungen der Nerv in dieser Zeit abstirbt. Der Nerv besitzt in diesem Zustande noch latente Kraft, denn eine Anfrischung des Querschnitts ruft die manifeste Kraft wieder hervor. Man kann sich von der Richtigkeit dieser Thatsache leicht überzeugen. Engelmann glaubt dieselbe dahin erklären zu können, dass das Absterben zunächst nur die verletzten Ranvier'schen Faserzellen ergreift und an der Grenze des nächstgelegenen Schnürringes Halt macht. Alsdann wäre nach der Hermann'schen Theorie dem Querschnitt lebende Substanz zugewendet, während die abgestorbenen Zellen nur als indifferente Leiter dienten.

Mir erscheint dieser letztere Schluss nicht ganz gerechtfertigt. Der Zusammenhang der Ranvier'schen Stücke, auch wenn wir sie als Zelle betrachten, ist doch jedenfalls ein so inniger, dass der Erregungsprocess durch die Grenzflächen hindurch geleitet wird, folglich müsste nach der Hermann'schen Theorie dieser hier vorhandene Contakt von lebender und todter Substanz erst recht einen Strom erzeugen, wenn ein solcher überhaupt die Ursache desselben ist.**)

Nach unsrer Theorie ist die Erklärung eine andre und wie mir scheint, viel befriedigendere. Ich habe zu diesem Zwecke untersucht, wie sich ein solcher Nerv mit latenter Kraft gegenüber der negativen Schwankung verhält. Wenn, nachdem der Längsquerschnittstrom geschwunden, eine Reizung des Nerven stattfindet, so müsste nach der Engelmann-Hermann'schen Theorie keine negative Schwankung zu erkennen sein, weil in diesem Falle die bis an den lebenden Querschnitt sich fortpflanzende Reizwelle eine gleich grosse positive Schwankung erzeugen müsste. Oder bei stark gesunkenem Nervenstrome müsste die negative Schwankung in demselben Verhältnisse abgenommen haben. Die folgenden Versuche werden ergeben, wie es sich damit verhält. Die Nerven wurden in den meisten Versuchen isolirt an Fäden

*) Pflügers Archiv XV. S. 138.

**) Die Erklärung von Gad (du Bois' Arch. 1873. S. 615), nach welcher die abgestorbenen Faserenden den Strom schwächen, weil sie eine Nebenschliessung zu demselben bilden, scheint mir nicht ausreichend und stimmt auch nicht zu den nachfolgenden Versuchsresultaten.

horizontal ausgespannt. An einem Ende, meist peripher, wurde durch einen Knoten aus feuchtem Baumwollenfaden ein Querschnitt angebracht und von diesem und dem Längsschnitt abgeleitet. Centralwärts wurde mit Inductionsströmen gereizt und das Maximum der Schwankung abgelesen. Oft blieben die Nerven in der feuchten Kammer 24 Stunden bis zu fast völligem Verschwinden der manifesten Kraft liegen. Dann fand wiederum eine Reizung mit derselben Rollenentfernung statt.

In allen Fällen sieht man auch bei fast ganz verschwundenem Nervenstrome eine erhebliche negative Schwankung eintreten.

Die Grösse dieser Schwankung kann man nun nicht unmittelbar mit der am frischen Nerven vergleichen, weil sich innerhalb der Zeit sowohl die totale Erregbarkeit des Nerven als auch die Widerstände desselben und der Elektroden, sowie die erregende Stromstärke geändert haben könnte. Alles dieses musste eine absolute Verminderung der Schwankung schon an sich herbeiführen und dass war auch in der That der Fall. Um nun aber einen Maassstab zur Vergleichung zu gewinnen, wurde in einigen Versuchen durch einen zweiten feuchten Knoten*) ein neuer Querschnitt zwischen den ableitenden Elektroden angelegt, während diese an ihrer Stelle blieben. Hierdurch wurde es vermieden, dass durch Ableitung von einem frischen Querschnitt sich der Widerstand der abgeleiteten Strecke ändert; es könnte höchstens die Anlegung des feuchten Knoten diesen Widerstand ein wenig vermindern und so die Schwankung etwas vergrössern. Meistentheils ändert sich zunächst durch diesen Eingriff die Ablenkung am Galvanometer gar nicht, während der Nerv in Ruhe ist, weil die beiden Ströme diesseits und jenseits des zweiten Knotens sich entgegenwirken. Sobald aber die Reizung stattfindet, sieht man eine negative Schwankung nur von der gereizten Seite her auftreten.

Folgende Versuche mögen als Beispiel dienen:

Versuchsreihe I.

Versuch 1. 31. Mai 1880.
Beide Nn. ischiad. Längsschnitt l, Querschnitt durch Knoten q_1, $lq_1 = 11$ mm.
Strom $lq_1 = 272$ Compensator, 12 h. 37′ V.
„ „ „ 139 „ 4 h. 50′ N.
Neuer Knoten q_2, $lq_2 = 8$ mm.
Strom $lq_2 = 220$ Comp. 5 h. N.
„ „ „ 5 „ $= +$ **16** Sc., 9 h. 12 V.
1. Juni. N. S. (Neg. Schw.) $= -$ **16** Sc., Rollen 60 mm, 1 D., ohne Eisenkerne, mit Nebenschliessung zur prim. Spir. $rl = 24$ mm.
Neuer Knoten $lq_3 = 5$ mm.

*) Statt des feuchten Knoten lässt sich auch mit Vortheil die Quetschung des Nerven anwenden.

Strom lq_3 = 157 Comp. = + 344 Sc., N. S. = — **45,5.**

In diesem Falle sind die Schwankungen nicht vergleichbar, da von q_3 abgeleitet wurde. Doch beträgt bei lq_2 = + 16 Sc., die N.S. 100 % des Ruhestromes, bei lq_3 nur 13,3 %.

Versuch 2. Frischer Nerv.

1. Juni 80. lq_1 = 13 mm, lr = 31 mm.

Strom lq_1 = + 158 Sc. = 160 Cp., R. 30, 4 D. Kurze Nebenschliessung. N. S. = — 15,5, (Polwechsel) — 13.

2. Juni 80.

Strom lq_1 = + 10 Sc. = 15 Cp., N.S. = — **6,5.**

„ lq_2 „ 90 Sc. = 220 Cp., N.S. = — **7.**

q_1 q_2 = 3 mm.

Versuch 3.

4. Juni 80. Frischer Nerv. lq_1 = 22 mm, lr = 17 mm.

Strom lq_1 = 420 Cp., N.S. = — 9,5, 11 h. 55′ V.

Str. lq_1 = 90 Cp. N.S. = — **14,5** (16,2 %) 5 h. 20 N.

4 h. 20′ N. Knoten q_2. q_1 q_2 = 6 mm.

Strom lq_2 = 370 Cp., N.S. = — **28** (7,6 %).

Versuch 4.

7. Juni 80. Frischer Nerv. lq_1 = 20, lr = 16.

Strom lq_1 = 220 Cp., N. S. = — 12. 1 h. 15′ V.

8. Juni, 10 h. 40′ V.

„ „ „ 20,0 — 65 Cp., N. S. = — **4.**

Knoten q_2, $q_1 q_2$ = 11 mm.

Strom lq_1 = — 65 Cp., N. S. = — **2,5.**

„ lq_2 = + 250 Cp., N.S. = — **3,5.** 11 h, 10

Versuch 5.

21. Juni 12 h.

Nerv mit Knoten q_1 in feuchter Kammer.

22. Juni 10 h. V. lq_1 = 20, lr = 27.

Strom lq_1 = + 58 Sc. = 120 Cp. nach 5—10 Minuten 0 Cp.! N. S. = — 4. (7 % ?)

Knoten q_2, q_1 q_2 = 9 mm.

Str. lq_1 = + 97 Sc. = + 260 Cp.? N. S. = — 10. (10,3 %)

Strom lq_2 = 178 Sc. = 330 Cp., N. S. = — 10. (5,6 %)

Versuch 6.

24 Juni 12 h.

Ausgeschnittener Nerv mit Knoten q_1 in 0,6 % Cl.Na.-Lösung gelegt.

25. Juni 5 h. N., lq_1 = 25, lr = 21.

Str. lq_1 = + 46 Sc. = 140 Cp., N. S. = — 16. (34,8 %)

q_2 Knoten, q_1 q_2 = 12 mm.

Str. lq_1 = 150 Cp., N. S. = — **25,5** (55 %)

Str. lq_2 = 269 Sc. = **590** Cp., N. S. = — 40. (15 %)

Versuch 7.

28. Dezember 86.

Ein frischer Nerv, Querschnitt q_1 am Knieende durch Quetschung angelegt. lq_1 = 20, lr = 15. rr = 5 mm.

12 h. Str. lq_1 = + 92 Sc. = 440 Cp. (1 D), N. S. = — 8*) (8,7 %)

12 h. 15′ N. Str. lq_1 = 330 Cp.

12 h. 30′	„	„	„	180	„	
12 h. 45′	„	„	„	157	„	
1 h. —	„	„	„	151	„	
1 h. 15′	„	„	„	132	„	N. S. = — 9,5.
4 h. N.	„	„	„	200	„	N. S. = — 7.
9 h. N.	„	„	„	320	„	= + 62 Sc.,

N. S. = — 5. (8 %)

29. Dezember.

8 h. 20′ V. Str. lq_1 = + 37 Sc. = 470 Cp. (neuer Daniell), N. S. = — 5. (13,5 %)

Befeuchtung des Nerven mit 0,6 % Cl.Na.-Lös.

8 h. 50′ Str. lq_1 = 370 Cp. = + 140 Sc., N. S. = — 5. (3,8 %)

---

*) Rollen 80 mm. Helmholtz'sche Einrichtung. 1 Daniell. Auch bei Polwechsel bleiben die Ablenkungen ziemlich constant, da rl immer gross genug ist.

12 h. 30′ Str. lq_1 = **900** Cp. = + 248 Sc., N. S. = — 8. (3,2 %)

30. Dezember.

9 h. V. Str. lq_1 = 0, N. S. = — **5.**

Befeuchtung des Nerven mit 0,6 % Cl.Na.-Lös.

Str. lq_1 = + 20 Sc. = 135 Cp., N. S. = — **5.** (25 %)

Quetschung q_2, Befeuchtung.

Str. lq_1 , N. S. = — **6.**

Str. lq_2 = + 148 Sc. = 265 Cp., N. S. = — 8. (5,8 %).

Versuch 8.

29. Dezember 86. Ein Nerv im enthäuteten Schenkel am Knie abgequetscht, und dieser in feuchter Kammer aufbewahrt.

30. Dezember.

Nerv herauspräparirt.

11 h. V. Str. lq_1 = + 70 Sc. = 400 Cp. = 0,0099 D., N. S. = — 8. (11,4 %)

Str. lq_1 = + 64 Sc. = 430 Cp.

6 h. N. Str. lq_1 = + 12 Sc. = 100 Cp. = 0,0025 D., N. S. = — **11.** (91,7 %)

Quetschung q_2, q_1 q_2 = 10.

Str. lq_1 = + 44 Sc. = **635** Cp., N. S = — **12.** (27,3 %)

Str. lq_2 = + 66 Sc. = 614 Cp., N. S. = — 16.

Versuch 9.

1. Januar 87. 9 h. V.

Nerven a) und b) am Knie abgequetscht, in 0,6 % Cl.Na.-Lösung gelegt.

a) 2. Januar. 10 h. 15.

Strom lq_1 = + 31 Sc. = 75 Cp. (0,0033 D.), N. S. = — **14.** (45 %)

q_2 Quetschung (5 mm lang).

Str. lq_1 = + 39 Sc. = 160 Cp, (0,007 D.), N. S. = — **11.** (28,2 %)

Str. lq_2 = + 76 Sc. = 245 Cp. (0,0269 D.), N. S. = — 13. (17,1 %)

lq_1 = 20, lq_2 = 5, lr = 10, rr = 5 mm.

b) h. 30′. lq_1 = 20, lr = 10, rr = 5.

Feuchter Knoten zwischen l und q, lose umgeschlungen.

Str. lq_1 = + 13 Sc. = 48 Cp. (0,0019 D.), N. S. = — **12.**

Knoten zugezogen q_2, Verschiebungen wieder corrigirt. lq_2 = 10.

Str. lq_1 = + 42 Sc. = 132 Cp. (0,0035 D.), N. S. = — **13.**

Str. lq_2 = + 89 Sc. = 225 Cp. (0,009 D.), N. S. = — 16.

In den letzten drei Fällen steigt die Kraft nach Anlegung von q_2 mehr oder weniger. Dies erklärt sich wohl am besten daraus, dass das Absterben in den verschiedenen Fasern mehr oder weniger weit bis zu l vorgeschritten war, so dass die Quetschung künstliche Querschnitte zur Wirkung brachte.

Aus diesen Versuchen ersieht man also, dass die negative Schwankung nicht nur nicht schwindet in dem Verhältniss als der Nervenstrom mit der Zeit abnimmt, sondern dass sie sogar beim Strome Null oder fast Null noch in beträchtlichem Grade auftritt, solange der Nerv überhaupt noch reizbar ist. Bei gesunkenem Strome ist daher der procentische Werth der Schwankung in Bezug auf die Stärke des ruhenden Stromes viel grösser als beim Strome des frischen Nerven.*)

*) Hierdurch ist zugleich die Erklärung von Gad als im höchsten Grade unwahrscheinlich erwiesen, denn nach dieser müsste die negative Schwankung in demselben Maasse abnehmen, wie die Kraft des Nervenstromes, da für Schwankung und Ruhestrom die fragliche Nebenleitung durch abgestorbene Masse in demselben Grade schwächend wirkt.

Obgleich in den ersten Stunden der Beobachtung die Kraft des Nervenstromes sehr erheblich sinkt, so nimmt doch die negative Schwankung nur sehr wenig in dieser Zeit ab. Diese Wahrnehmung habe ich schon in meinen älteren Versuchen über den zeitlichen Verlauf der Schwankurg gemacht. Durch jene Versuche wurde aber auch zugleich mit Hilfe des Rheotoms festgestellt, dass innerhalb der Versuchszeit (mehrere Stunden) eine der negativen nachfolgende positive Schwankung nicht zu beobachten ist. Daraus erklärt es sich denn, dass auch bei dauerndem Schluss des Nervenkreises der totale Werth der negativen Schwankung nicht wesentlich mit der Zeit abnimmt, solange wenigstens die Erregbarkeit des Nerven nicht erheblich leidet.

Hat nun der Nerv solange gelegen, oft ½ — 2 Tage, bis der Strom ganz oder bis auf einen geringen Rest verschwunden ist so ist der absolute Werth der negativen Schwankung meist ein kleinerer geworden als der anfängliche. Das erklärt sich einerseits aus der Abnahme der Gesammterregbarkeit des Nerven; ferner kann der Grund in der Austrocknung des Nerven und der Elektroden trotz feuchter Kammer gelegen sein. Wenn wir nun aber einen zweiten künstlichen Querschnitt durch Ligatur oder Quetschung in der abgeleitetene Strecke anbringen, so sehen wir hei unverrückten Elektroden meistentheils kein merkliches Wachsen der Schwankung eintreten.

Diese Beobachtung ist offenbar ein Beweis dafür, dass die Substanz am Querschnitt nicht in dem Sinne an der Schwankung Theil nimmt, wie die am Längsschnitt. Pflanzt sich die Reizwelle bis zum Querschnitt hin fort, so erzeugt sie dort keine nach Aussen hin wahrnehmbare Spannungen. Denn wäre dies der Fall, so müsste beim Strome Null auch die Schwankung Null sein, da bei dauerndem Schluss des Kreises die entgegengesetzten Schwankungen sich aufheben müssten. So müsste es sich aber verhalten, wenn nach Engelmann-Hermann am Querschnitt eine Demarkation zwischen todter und lebender Substanz innerhalb der Beobachtungszeit stattgefunden hätte.

Der Vorgang, welcher am Querschnitt stattfindet, ist meiner Meinung nach am besten durch die Annahme zu erklären, dass hier eine neue Kraft auftritt, welche den vorhandenen Nervenstrom allmählig compensirt, und welche bei der Reizung an der negativen Schwankung keinen merklichen Antheil nimmt. Welche Kraft kann dies nun sein? Es liegt, wie mir scheint, am nächsten, diese Kraft für die innere Polarisation zu halten, welche sich der Nervenstrom selbst erzeugt. Daher sieht man in der ersten Zeit der Beobachtung die Kraft mit grosser, und im weiteren Verlauf mit immer langsamer werdender Geschwindigkeit sinken, ganz wie es einem Polarisationsvorgange entspricht. Durch das Querschnittsende kreisen nun die innern

Ströme vermöge des geringen Widerstandes auf dem kurzen Wege mit solcher Stärke, dass eine hierdurch erzeugte Polarisation angenommen werden muss.*) Die Beobachtung ergiebt ferner, dass das Absterben vom Querschnittsende keineswegs so schnell vorschreitet, als man bisher geglaubt, wenigstens nicht unter günstigen Bedingungen. Denn die Anlegung eines frischen Schnittes neben dem ersten erzeugt wieder einen starken Strom, und die negative Schwankung pflanzt sich bis an diesen hin fort. Daher findet im Nerven die Polarisation Zeit, sich bis zu ihrem Maximum zu entwickeln und den Ruhestrom fast ganz zu compensiren. Im Muskel dagegen ist dies anders, in diesem schreitet vom Querschnitt aus das Absterben der Substanz so schnell fort, dass die in jedem Moment beginnende Polarisation wieder vernichtet wird, denn mit dem Absterben verliert die Substanz ihre Polarisirbarkeit.

Dass im Nerven dem Absterben vor dem Erlöschen des Lebens nochmals Halt geboten wird, mag nun in der That in den Strukturbedingungen der Ranvier'schen Faserzellen liegen. Doch auch ohne diese kann man dies davon ableiten, dass im Nerven die Stoffwechselprocesse sehr viel langsamer verlaufen als im Muskel. Es sind mir übrigens auch Fälle (Winterfrösche) vorgekommen, in welchen nach anfänglichen Sinken des Nervenstromes ein Wiederansteigen desselben bis zu 24 Stunden hin eintrat, um dann einem allmähligen Absinken Platz zu machen. Dies ist wohl so zu verstehen, dass in solchen Fällen das Absterben periodenweise fortschreitet und zeitweise Halt macht. — Nun aber haben wir weiter zu fragen: Wie verhält sich der Vorgang am künstlichen Querschnitt, wenn innerhalb des lebenden Körpers daselbst in der That eine Demarcation durch Wachsthumsprocesse bei der Heilung stattfindet? Engelmann hat nachgewiesen, dass an einem so verletzten Muskel, wie nicht anders zu erwarten, auch der Strom mit der Heilung verschwindet. Dasselbe ist sicherlich auch an einem centralen Nervenstumpfe vorauszusetzen. Nach unsrer Theorie heisst dies aber, wie wir schon oben dargelegt haben, dass bei diesen Vorgängen durch Wachsthum ein vollständiger Schluss der Molekülreihen an ihren Enden eingetreten ist, so dass sich das Ende nun wie Längsschnitt verhält.**)

Ich habe einige Versuche in dieser Richtung am Nervenstumpfe des lebenden Thieres angestellt, und auch die negative Schwankung in diesem Falle untersucht.

*) Auch von Hermann ist eine solche Polarisation zur Erklärung gewisser Erscheinungen angenommen worden.

**) Welcher Art die Wachsthumsprocesse sind, die zu dem Endresultat der Heilung führen, kommt hier nicht weiter in Frage, und ist Sache der histologischen Untersuchung.

Versuchsreihe II, am lebenden Thier.

Versuch 1.

2. Juni 1880. 9 h. V.

Die Nn. ischiad werden auf beiden Seiten über dem Knie durchschnitten. Wunde zugenäht.

3. Juni. 12 h. 30′ N.

Rechter Nerv. Peripheres Ende abgeleitet.

$lq_1 = 12$ mm, $rl = 13$ mm.

Str. $lq_1 = +80$ Sc. $= 150$ Cp., N. S. $= -10$, -11, (12,5 %), q_2 Schnitt.

Str. $lq_2 = +235$ Sc. $= 600$ Cp., N. S. $= -44{,}5$, -41. (17 %)

Versuch 2.

8. Juni 1880. 12 h.

Frosch, rechter Nerv am Knie durchschnitten.

10. Juni. 11 h. V.

Linker Nerv. Str. $lq = +134$ Sc. $= 180$ Cp., N. S. $= -14$. (10,4 %) $lq = 10$, $lr = 23$ mm.

Rechter Nerv. Str. $lq_1 = +7 = 0$ Cp., N. S. $= -7$. (100 %) $lq_1 = 10$, $lr = 24$ mm.

q_2 = neben q_1 angelegt. $lq_2 < 10$, $lr = 23$ mm.

Str. $lq_2 = 244$ Sc. $= 250$ Cp., N. S. $= -26$. (10,7 %)

Versuch 3.

8. Juni 1880. 12 h.

Frosch, rechter Nerv am Knie unterbunden, q_1.

11. Juni. 11. h. V.

Linker Nerv, q_1, Knoten am Knie. $lq_1 = 16$, $rl = 21$ mm.

Str. $lq_1 = +130$ Sc. $= 150$ Cp., N. S. $= -27$.

Knoten q_2 angelegt, $q_1\ q_2 = 8$ mm.

Str. $lq_1 = 155$ Cp., N. S. $= -20$.

Rechter Nerv. $lq_1 = 20$, $lr = 23$ mm.

Str. $lq_1 = +59$ Sc. $= 70$ Cp., N. S. $= $ **-15**.

Knoten q_2. $q_1\ q_2 = 13$ mm.

Str. $lq_1 = 0$ Cp.*), N. S. $= $ **$-14{,}5$**.

Str. $lq_2 = 267$ Sc. $= 275$ Cp., N. S. $= -19$.

Str. $q_1\ q_2 = -205$ Sc. $= -240$ Cp.

Versuch 4.

11. Juni 1880. Vorm.

Sehr grosser Frosch, ein Nerv am Knie unterbunden.

12. Juni. 10 h. V.

a) Normaler Nerv.

Str. $lq = +99{,}5$ Sc. $= 270$ Cp., N.S. $= -7{,}5$. (7,5 %) $lq = 20$, $lr = 25$ mm.

b) Unterbundener Nerv. $lq_1 = 18$, $lr = 23$ mm.

Str. $lq_1 = +75$ Sc. $= 130$ Cp., N.S. $= $ **$-14{,}5$**. (18,6 %).

Knoten q_2, $q_1\ q_2 = 11$ mm.

Str. $lq_1 = 115$ Cp., N.S. $= $ **$-13{,}5$**.

Str. $lq_2 = +197$ Sc. $= 270$ Cp., N.S. $= -22$. (11,2 %)

Versuch 5.

14. Juni 1880. 12 h.

Frosch, ein Nerv unterbunden.

15. Juni. 10—11 h. V.

a) Normaler Nerv.

Str. $lq = +69$ Sc. $= 245$ Cp., N. S. $= -7{,}5$. (10,8 %) $lq = 20$, $lr = 20$ mm.

b) Unterbundener Nerv. $lq_1 = 17{,}5$, $rl = 20$.

Str. $lq_1 = 60$ Sc. $= 155$ Cp., N. S. $= -13{,}5$. (20,8 %)

Knoten q_2, $q_1\ q_2 = 9$ mm.

Str. $lq_1 = $ **0** Cp.! N. S. $= $ **$-11{,}5$**.

Str. $lq_2 = +126$ Sc., N. S. $= -15{,}5$. (12 %)

Versuch 6. 15. Juni. 12—1 h. N.

Frosch, ein Nerv durchschnitten.

17. Juni. 11—12 h. V.

a) Normaler Nerv.

*) Es kam mehrere Male vor, dass der gesunkene Nervenstrom nach kurzer Dauer der Compensation plötzlich auf Null fiel. (0 Cp.!)

Str. $lq = +111$ Sc. $= 150$ Cp., N. S. $= -5$. (4,5 %) $lq = 18$, $lr = 22$ mm. q Schnitt.

b) Durchschnittener Nerv.

Str. $lq_1 = +156$ Sc. $= 200$ Cp., N. S. $= $ **—24.** (15,4 %) $lq_1 = 15$, $lr = 20$.

q_2 Schnitt und Enden aneinandergelegt.

Str. $lq_1 = 120$ Cp., N. S. $=$ **—26.** (> 15,4 %)

Str. $lq_2 = 494$ Sc. $= 430$ Cp., N. S. $=$ **—25.** (5 %) $lq_2 = 10$, $lr = 21$.

Auffallend ist hier die bedeutende manifeste Kraft des centralen, operirten Nervenstumpfes gegenüber der des normalen. Der periphere Stumpf zeigte nur 185 Cp.

Anm. Die Compensatorgrade geben zwar keine absoluten Werthe, aber sind doch für eine Beobachtungsdauer vergleichbar.

Versuch 7. 14. Juni. 12 h.

Frosch, ein Nerv unterbunden.

17. Juni.

a) Normaler Nerv. $lq = 18$, $lr = 22$.

Str. $lq = +99$ Sc. $= 280$ Cp., N.S. $= -6$. (6 %)

b) Unterbundener Nerv.

Str. $lq_1 = +65$ Sc. $= 100$ Cp., N. S. $=$ **—11.** (16,8 %)

Knoten q_2. $q_1\, q_2 = 8{,}5$.

Str. $lq_1 = 70$ Cp., N. S. $=$ **—11,5.** (16,8 %)

Str. $lq_2 = +183$ Sc. $= 245$ Cp., N. S. $= -16$. (8,7 %) Schnitt in q_2.

Str. $lq_2 = 245$ Sc.

Versuch 8.

28. Juni. Ein Nerv durchschnitten.

29. Juni.

a) Durchschnittener Nerv. $lq_1 = 11$, $lr = 14$ mm.

Str. $lq_1 = 166$ Sc. $= 270$ Cp., N. S. $= -27$.

q_2 Schn., Querschn. aneinandergelegt, $q_1 q_2 = 4$ mm.

Str. $lq_1 = 60$.! N. S. $= -23$.

Str. $lq_2 = 203$ Sc. $= 360$ Cp., N. S. $= -20$.

b) Normaler Nerv. Str. $lq =$ **580** Cp.

Aus diesen Versuchen ersieht man, dass in allen Fällen, in welchen nach 1—2 Tagen die manifeste Kraft des Nervenstroms sich stark vermindert hatte oder sogar auf Null herabgegangen war, immer eine negative Schwankung von ansehnlicher Grösse fortbestand. Dieselbe war in diesem Falle meist stärker als in den vorigen Versuchen, weil der Nerv innerhalb des lebenden Körpers nichts von seiner Erregbarkeit verloren hatte. Es geht aber daraus hervor, dass eine vollständige Demarkation der lebenden Substanz am Querschnitt innerhalb der angegebenen Zeit noch nicht zu Stande gekommen war.

Um nun zu entscheiden, ob die an dem Querschnitt anlangende Reizwelle eine zweite positive Schwankung von merklicher Grösse erzeugt, wurde in vielen Versuchen durch Unterbindung oder Quetschung in der abgeleiteten Strecke ein frischer Querschnitt angebracht, während alle Elektroden an ihrer Stelle blieben. Da hierdurch die negative Schwankung nicht vergrössert wurde, so folgt hieraus, dass sie auch vorher eine rein negative war und nicht aus einer Differenz zweier entgegengesetzter Phasen bestand. Kleine Unterschiede in der Grösse der Schwankung kamen sowohl nach der einen wie nach der andern Richtung hin vor. Indessen wäre es immerhin möglich, dass in einigen solchen Fällen an dem stromlosen Nerven schon eine geringe

positive Schwankung vorhanden gewesen wäre, aber zu klein, um nachweisbar zu sein. Die Untersuchung derselben mit dem Rheotom würde auch nicht viel Aussicht bieten, da sie schon am Längsschnitt nicht leicht zu beobachten ist. In zwei Versuchen aber schien eine deutliche positive Schwankung erkennbar zu sein. Die nächstliegende Aufgabe würde die sein, die vollständige Heilusg des Nervenstumpfes abzuwarten, ohne dass derselbe durch Regeneration gestört würde. Man würde daher am besten verfahren, wenn man einen Amputionsstumpf herstellte. doch dürfte hierbei sich die Schwierigkeit einstellen, dass der Nervenstumpf mit den umliegenden Geweben in schwer trennbarer Weise verwächst. Ich habe bis jetzt noch keine Gelegenheit gehabt, solche Versuche anzustellen.

Unsre Auffassung des Vorgangs besteht nun in Folgendem. Das Schwächerwerden oder Verschwinden des Stromes in der ersten Zeit nach Anlegung des Querschnitts ist die Folge einer innern Polarisation. Daher bleibt in dieser Zeit die Schwankung eine ausschliesslich negative, eine zweite positive Phase tritt nicht auf. Unter günstigen Bedingungen schreitet das Absterben des Nerven nur langsam vorwärts und die Polarisation hat daher Zeit, sich am Querschnitt stärker auszubilden. Dieselbe spielt die Rolle eines Compensators, und nimmt also an der Schwankung nicht Theil. Wohl aber kann während jeder Einzelschwankung die Kraft der Polarisation um eine geringe Grösse vermindert werden. die aber beim Ansteigen des Stromes sehr schnell wieder ersetzt wird.

Innerhalb des lebenden Körpers geht dieser Zustand durch Wachsthumsprocesse in den der Demarkation über. Es ist mir daher sehr wahrscheinlich. dass diese Umwandlung am Querschnitt nicht plötzlich, sondern allmählig und continuirlich geschieht, und dass die Polarisation bei der Ausbildung der Demarkation eine sehr wichtige Rolle spielt. Vielleicht liegt in ihr jene räthselhafte Kraft verborgen, vermöge deren die lebende Substanz die Fähigkeit besitzt, sich unter günstiger Ernährungsbedingung von der todten abzusondern. Vermöge der innern Polarisation scheiden sich im Sinne unsrer Theorie an dem blossgelegten Querschnitt der Moleküle positive Jonen aus der Ernährungsflüssigkeit ab, welche die negativen Ladungen daselbst neutralisiren. Der Molekülkern kann hierbei seinen Bestand bewahren, das Absterben schreitet nicht weiter vor, und es hören auch die mit der Verletzung verknüpften Erregungsprocesse hierdurch auf.

Durch die gemachten Erfahrungen erscheint nun die absolut negative Schwankung, welche wir mit Hilfe des Rheotoms am Nervenstrom beobachten, in einem andern Lichte als bisher. Im Gegensatze zum Muskel zeigt der Nerv, dass jede Einzel-

schwankung unter die Abcisse des Ruhestromes herabgehen kann. Wenn nun aber der Ruhestrom schon in den ersten Momenten der Ableitung durch die innere Polarisation theilweise compensirt ist, so wird es hiermit fraglich, ob die absolute Negativität der Schwankung nicht eine scheinbare ist. Ich möchte annehmen, dass es sich wirklich so verhält, dass der Nervenstrom im ersten Momente des Schnittes sehr viel stärker ist als zur Zeit, wo die Beobachtung beginnt, weil die Polarisation Anfangs am schnellsten wächst. Es wäre vielleicht möglich, hierüber durch einen ähnlichen Versuch Gewissheit zu erlangen, wie ihn Hermann am Muskel angestellt hat, um die Entwickelungszeit seines Stroms zu ermitteln. Vermuthlich ist eine etwaige Entwickelungszeit des Nervenstroms so ausserordentlich kurz, dass sie der Beobachtung kaum zugänglich sein dürfte, ebenso würde es sich mit der Absterbezeit verhalten, wenn man sich der Durchquetschung des Nerven bedienen würde. Man würde daher in diesem Falle vielleicht das Umgekehrte sehen, als Hermann am Muskel beobachtete, nämlich dass in dem ersten Momente der Strom in unmessbarer Zeit zu einem Maximum aufsteigt, von welchem er anfangs sehr schnell absinkt. Nach dieser Anschauung würde daher das Maximum der negativen Schwankung, welches man durch maximale Reizung herbeiführen könnte, zugleich die wirkliche Stärke des Nervenstromes angeben. Um zu diesem Werthe zu gelangen, muss man das Rheotom auf das Maximum der Schwankung einstellen und den erfolgenden Ausschlag mit demjenigen vergleichen, welcher ohne Reizung durch den vorhandenen Nervenstrom erfolgt. Kennt man dann die Kraft des letzteren, so liesse sich daraus die maximale Kraft der Schwankung, und demzufolge annähernd die wirkliche Kraft des Nervenstromes berechnen. Einige solche Beobachtungen sind bereits in meinen älteren Versuchen enthalten, in welchen ich nachwies, dass die Schwankung absolut negativ zum abgeleiteten Ruhestrom werden kann.*) In diesen Versuchen betrugen die Ablenkungen durch den Ruhestrom 0,5 — 0,2 — 1 und die entsprechenden negativen Schwankungen in maximo: 2,2 — 1,75 — 1,5.

Der Vergleich ergiebt, dass die Schwankung 4,4 — 8,7 — 1,5 mal stärker war als der ruhende Strom.

Wenn man daher annimmt, dass zur Zeit der Beobachtung der ruhende Strom noch eine Kraft von etwa 0,002 Daniell gehabt hat, so würde daraus folgen, dass die wirklirhe latente Kraft des Nervenstroms in maximo 8 mal grösser gleich 0,016 D. sein kann.

*) S. Untersuchungen u. s. w. S. 43.

Es ist möglich, dass durch stärkere Reizung als in diesen Versuchen stattgefunden hat, der Werth für die Kraft noch grösser ausfallen würde. Es bleibt auch noch die Frage zu entscheiden übrig, ob die fortgepflanzte Reizwelle der direkt erzeugten an Grösse gleich kommt; denn obgleich eine merkliche Abnahme derselben im frischen Nerven bei der Fortpflanzung nicht eintritt, so könnte sie doch an der direkt gereizten Stelle einen höheren Werth haben. Die Beobachtung würde aber durch Einmischung der Induktionsströme sehr gestört werden. Wenn unsre Ansicht richtig ist. so würde demnach ein principieller Unterschied zwischen Nerv- und Muskelfaser in ihrem Verhalten bei der negativen Schwankung nicht existieren. Nach unsrer Theorie kann in beiden die Erregung in maximo so weit steigen, dass die Moleküle ihre Ladungen gänzlich verlieren, ihre Spannung also gleich Null wird. Dieser Zustand bleibt freilich nur sehr kurze Zeit bestehen und geht durch Assimilirung neuer Ladungen mehr oder weniger in den Ruhezustand über. Ist aber der Eingriff ein so starker gewesen, dass auch der Molekülkern in seinem Bestand erschüttert würde, so vermag er sich nicht wieder zu laden, und geht in den todten Zustand über. Die Absterbezeit hängt also hiernach zusammen mit dem zeitlichen Verlauf der negativen Schwankung, aber sie müsste gleich zu setzen sein dem aufsteigenden Theil der Reizwelle bis zum Maximum der Schwankung, nicht etwa der ganzen Dauer der Schwankung. Diese Zeit ist für den Muskel erheblich kürzer als $^1/_{400}$ Sec., welche Hermann aus seinen Versuchen am Muskel erhalten hat und die er auch aus andern Gründen für zu gross hält. Für den Nerven würde die Absterbezeit auf kaum $^1/_{10000}$ Sec. zu schätzen sein, da die Schwankungskurve ausserordentlich steil anhebt.

Wir kommen nun zu einem andern Punkte, nämlich zu der Beziehung, in welcher negative Schwankung und Katelektrotonus im Sinne unsrer Theorie zu einander stehen. Beide Vorgänge entstehen zu gleicher Zeit beim Schliessen des Stromes an der Kathode. Nach unsrer Theorie fallen sie nicht nur zeitlich, sondern auch ursächlich mit einander zusammen. Die Ursache beider ist die Verzehrung der positiven Ladungen am Längsschnitt der Molekülreihe durch das abgeschiedene negative Jon. Hierzu gesellt sich die Abspaltung des intramolekularen Sauerstoffs, welcher die negativen Ladungen an den Querschnitten der Moleküle bildet, und so entsteht durch die Abgleichung der Ladungen an der Kathode die starke kathodische Schliessungswelle. Dieselbe pflanzt sich nun als Reizwelle über den Nerven hin fort, indem sie sich von dem stationär gewordenen Katelektrotonus gleichsam ablöst. Mit der Entfernung von der Kathode nimmt die Abscheidung des negativen Jon schnell ab, dagegen pflanzt sich die Abspaltung des intramolekularen O über das Bereich des

Katelektrotonus weiter fort, indem die Zersetzung von Molekül auf Molekül übergeht. Wie wir uns diese Fortpflanzung zu denken haben, werden wir noch besonders auseinandersetzen.

Der Katelektrotonus ist nach dieser Theorie einer stehenden Schwankungswelle zu vergleichen, da beständig positive Ladungen der Moleküle durch negatives Jon verzehrt und intramolekularer O freigemacht wird. Nun ist es ja bekannt, dass der katelektrotonische Strom viel stärker werden kann als der ruhende Nervenstrom, wenn wir den Nerven stark polarisiren und in der Nähe der Kathode ableiten. Nach den Versuchen von du Bois-Reymond*) kann bei 4—5 Grove im erregenden Kreise, 15 mm langer abgeleiteter und 2 mm ableitender Strecke eine Kraft von 0,05 D. für den Katelektrotonusstrom beobachtet werden. Doch ist dies, wie angegeben, nur die untere Grenzkraft, da der Strom sehr schnell von seiner Höhe absinkt; immerhin ist sie 2½ mal grösser als die des Nervenstromes. Um bei diesem Versuche keine Zeit mit dem Compensiren zu verlieren, habe ich denselben in folgender Weise angestellt. Es wurde der erste Ausschlag und die Kraft des Nervenstromes gemessen. Während nun der Nervenstrom durch die Bussole kreiste, wurde der polarisirende Strom geschlossen und der erste Ausschlag gemessen, welchen der katelektrotonische Strom hervorbrachte. Nehmen wir nun an, dass in beiden Fällen der Widerstand in der abgeleiteten Strecke derselben war, so werden die elektromotorischen Kräfte des Nervenstroms und des Katelektrotonus sich zu einander wie jene Ausschläge verhalten.

Wenn nun nach unsrer Theorie an der Kathode die Menge des negativen Jon eine so grosse wird, dass die positive Ladung des Moleküls dadurch vollständig verzehrt wird, so würde hierdurch das Maximum des Katelektrotonus erreicht sein. Es ist nicht anzunehmen, dass die Polarisation über diesen Punkt noch hinausgehen könne und dem Längsschnitt der Moleküle eine negative Ladung ertheile. Denn ist jener Zustand erreicht, in welchem alle positiven Ladungen verzehrt sind, so tritt auch schon eine Alteration des Molekülkerns selbst ein, wobei er die Eigenschaft der Polarisirbarkeit verliert, d. h. abstirbt. Da bei diesem Vorgange das Molekül auch seine negative Ladung, den intramolekularen O, verliert, so muss nach unsrer Theorie die maximale kathodische Polarisation das Molekül seiner Kraft gänzlich berauben, d. h. der **maximale Katelektrotonus muss an Kraft gleich der latenten wirklichen Kraft des ruhenden Moleküls resp. des Nervenstromes sein.**

---

*) Gesammelte Abhandl. II. S. 260.

Ein in der angegebenen Weise ausgeführter Versuch hatte folgendes Ergebniss. Die polarisirte Strecke war 12, die ableitende 2—3, die abgeleitete 15 mm gross. Die Ablenkung durch den Nervenstrom betrug 49 Sc., seine Kraft war gleich 270 Comp. Graden = 0,0134 D. Die Ablenkung durch den Katelektrotonus beim Schluss einer Kette von 6 Grove betrug 388 Sc. Die elektrotonische Kraft des Katelektrotonus hatte daher den Werth von 0,11 D.

Die wirkliche latente Kraft des Nervenstromes würde hiernach mindestens auf $^1/_{10}$ Daniell zu schätzen sein. Bedenken wir aber, dass wir immer nur die Kraft derjenigen Stromzweige messen, welche nach aussen abgeleitet werden können, so werden wir dem Nervenmolekül eine ausserordentlich hohe Kraft zuertheilen müssen, für die wir freilich einen bestimmten Werth nicht angeben können. Für den Anelektrotonus, welcher nach der Schliessung einige Zeit im Ansteigen verharrt, hat du Bois-Reymond einen Werth von 0,5 D. erhalten. Nach unsrer Theorie bedeutet dies, dass in diesem Zustande die Ladung der Moleküle einen sehr bedeutenden Grad annehmen kann.

§ 6. Die Fortpflanzung der Erregung. — Der mechanische, chemische und thermische Reiz. — Einwirkung der Temperatur auf die Erregbarkeit und elektromotorische Kraft.

Die Fortpflanzung des Erregungsprocesses muss nach unsrer Theorie ebenfalls auf die elektrochemischen Eigenschaften der Nerven- und Muskelmoleküle zurückgeführt werden. Denken wir uns, dass durch irgend eine Reizung ein Molekül in den Zustand der Erregung versetzt ist, so besteht derselbe darin, dass der intramolekulare O desselben, d. h. seine negative Ladung sich mit den oxydablen Seitenketten, den positiven Ladungen, verbindet. Wir haben nun angenommen, dass die Atome des intramolekularen O die benachbarte Moleküle durch ihre chemischen Affinitäten verbinden nach Art des in Figur 5 und 6 gegebenen Bildes. Findet daher eine Lösung der O-Atome zwischen zwei Molekülkernen statt, so wird die Oxydation der positiven Seitenketten in beiden vor sich gehen. Die Reizung eines Moleküls hat daher immer die Miterregung der beiden benachbarten Moleküle zur Folge. Wenn nun aber diese letzteren auf ihrer einen Querschnittsseite O-Atome freigeben, so muss auch die andre Querschnittsseite an diesem Vorgange Theil nehmen. Als Ursachen hierzu kann man folgende aufführen. Erstens: der Oxydationsprocess entwickelt Wärme, welche wie bei den explosiven Verbindungen, die Spaltung der benachbarten Moleküle herbeiführt. Der erwärmte Molekülkern bindet die O-Atome mit geringer

Kraft und giebt daher eine Quantität derselben frei. Zweitens: Es entsteht durch die Depolarisation eines Moleküls ein Molekularstrom, welcher sich durch die benachbarten Moleküle ergiesst. Ist *a* (Fig. 8) das direkt gereizte Molekül, so verliert sein Längsschnitt an positiver Ladung. Die benachbarten Moleküle *b* und *c* besitzen nun eine stärkere positive Ladung, und es muss daher ein Strom in der Richtung der Pfeile durch die Moleküle *a* und *b*, oder *a* und *c* fliessen. Dieser Strom erzeugt aber in *b* und *c* eine neue Polarisation, wodurch in *b* und *c* negative Jonen abgeschieden werden, welche daselbst Erregung herbeiführen. In *b* und *c* hat dieser Strom seine Kathode, in *a* seine Anode. Die Erregung in *b* und *c* wirkt in derselben Weise auf die benachbarten Moleküle ein.

Diese Vorstellung fällt nahezu mit einer schon von Hermann ausgesprochenen Idee zusammen, nach welcher die negative Schwankung an einem Punkte der Faser (resp. Aktionsstrom) die Ursache der Fortpflanzung sei, da eine jede Reizwelle in ihrem Bereiche eine Anode, in ihrer Nachbarschaft eine Kathode erzeuge. Unsre eben gegebene Ableitung scheint mir aber deshalb begründeter, weil sie nicht die schwachen Ströme ausserhalb der Faser in Anspruch nimmt, sondern Molekularströme,

Figur 8.

welche von bedeutender Stärke sein können, und weil sie in consequenter Weise auf die von uns abgeleitete Wirkung der Kathode und Anode beruht.

So wird also, wenn Entladung in irgend einem Molekül durch einen äusseren Reiz herbeigeführt ist, dieser Vorgang auch den benachbarten Molekülen mitgetheilt werden. Die Erregung muss sich mit einer gewissen Geschwindigkeit nach beiden Seiten in der Molekülreihe fortpflanzen.

Es bleibt uns daher noch übrig, auseinanderzusetzen, auf welche Weise die verschiedenartigen Reize die Entladung der Moleküle herbeiführen. Für den elektrischen Reiz haben wir dies schon ausführlich abgeleitet. Dieser ist insofern als ein adäquater Reiz für das Nerven- und Muskelmolekül zu betrachten, als er aus der Ernährungsflüssigkeit diejenigen Jonen entwickelt, mit denen die Moleküle selbst beladen sind. Er greift daher den Bestand des Molekülkernes verhältnissmässig am wenigsten an, wenn er unterhalb einer gewissen Stärke bleibt, denn er wirkt nur

durch das Auftreten jener auch im Ruhezustand schon vorhandenen Atomgruppen. Anders dagegen die übrigen Reize. Betrachten wir zunächst den mechanischen Reiz. Derselbe erschüttert bei geringerer Stärke das angegriffene Molekül, sodass es seine normale Lage innerhalb der Reihe verlässt oder vernichtet es bei grösserer Intensität in seinem Bestande gänzlich. Man hat die Wirkung des mechanischen Reizes sehr gut mit der durch Stoss und Erschütterung herbeigeführten Explosion einer explosiven Substanz verglichen. An diesem Vergleich können wir im Allgemeinen immerhin festhalten. Wir stellen uns aber in diesem speciellen Falle vor, dass der mechanische Eingriff das Nerven- und Muskelmolekül seiner Ladungen beraubt, also eine Depolarisation desselben herbeiführt, welche gleichbedeutend mit Erregung ist. Ist die Erschütterung keine so starke, dass der Molekülkern darunter leidet, so bleibt das Molekül erregbar, und kann sich wieder mehr oder weniger von neuem laden. Ist dieser aber zu stark alterirt, oder die Molekülreihe, wie durch Schnitt, gänzlich getrennt, so verfällt das Molekül dem Tode.

Es liegt auch hier nahe, den nach Schnitt oder Quetschung auftretenden Längsquerschnittstrom mit dem Vorgange der Erregung in einen Zusammenhang zu bringen. Man könnte sagen, das Entstehen dieses Stromes in dem benachbarten Stücke der Faser errege dieselbe, und somit sei eine jede mechanische Reizung im Grunde genommen eine elektrische. Doch will es mir scheinen, dass diese Anschauung sich nicht hinreichend begründen lässt. Nach unsrer Theorie ist die durch den mechanischen Reiz eingeleitete Depolarisation des Moleküls gleichbedeutend mit Erregung. Also nicht der entstehende Strom in der verletzten Faser, sondern der Verlust der elektromotorischen Kraft in den direkt gereizten Molekülen fällt hiernach zeitlich und ursächlich mit dem Erregungsvorgange zusammen.

Durch den chemischen Reiz wird das lebende Molekül in seiner chemischen Constitution direkt verändert. Man kann sich entweder vorstellen, dass die angewendete Substanz sich mit den Ladungen des Moleküls direkt verbinde und dadurch eine Sprengung desselben herbeiführe, oder man könnte annehmen, dass sie den Molekülkern so alterire, dass er die gebundenen Ladungen freigiebt. Mag das eine oder das andere der Fall sein, so wird auch bei der mildesten Form der chemischen Reizung immer eine chemische Alteration des Moleküls zurückbleiben, so lange die erregende Substanz nicht vollständig beseitigt ist. Jede künstliche Reizung durch chemische Agentien ist aber meist so grober Art, dass durch den Eingriff das erregbare Molekül mehr oder weniger abstirbt, und kaum der Erholung fähig bleibt. Dagegen giebt es chemische Reizung physiologischer Natur für die Nervenendigungen der Geschmacks-

und Geruchsnerven, welche derart sind, dass die erregbaren Moleküle dieser Organe für gewöhnlich im normalen Zustande verbleiben. Es ist daher nicht ausgeschlossen, dass im lebenden Körper auch noch andre natürliche Erregungen durch den chemischen Reiz zu Stande kommen. Eine solche ist vielleicht die Reizung der Stäbchen und Zapfen in der Retina durch die Produkte der photochemischen Zersetzung.

Eine besondere Betrachtung müssen wir auch dem thermischen Reize vom Gesichtspunkte unsrer Theorie aus widmen. Dass eine plötzliche Erhöhung der Temperatur eine Lockerung der chemischen oder elektrochemischen Bindungen im Molekül verursacht, erscheint wohl einleuchtend. Indessen ist es nicht allein die schnelle Temperaturzunahme, welche Erregung herbeiführt, sondern auch die Einwirkung einer constanten höheren Temperatur bringt wenigstens im Nerven zwischen 35 — 50° C. eine andauernde Erregung hervor; beim Muskel geht die Erregung beim Erwärmen meist sofort in Starre über. Es ist ausserordentlich leicht, sich nach unsrer Theorie von den Vorgängen im lebenden Molekül ein Bild zu machen. Eine Temperatur von gewisser Höhe versetzt den Molekülkern in einen Zustand, in welchem er die gebundenen Atomgruppen mit geringerer Kraft festhält, denn die Wärme besitzt ja im Allgemeinen die Fähigkeit, chemische Moleküle zu lockern, und dies ist für die leicht zersetzliche Moleküle der lebenden Substanz in erhöhtem Grade der Fall. Es ist daher verständlich, dass innerhalb gewisser Temperaturgrenzen eine Erregung der Muskel- und Nervensubstanz eintritt. Während der Muskel bei dieser Grenze sehr bald abstirbt, zeigt der Nerv die Eigenthümlichkeit, dass bei weiterer Steigerung der Temperatnr die Erregungen aufhören und die Erregbarkeit bei einer Temperatur von etwa 65° C. ganz allmählig erlischt.

Gleichzeitig beobachtet man an Nerven bei steigender Temperatur bis zu 40° C. etwa. eine Erhöhung der Erregbarkeit, die aber bei weiterem Erwärmen sehr sehr bald in Abnahme und Tod übergeht.*)

Die Steigung der Erregbarkeit beim Erwärmen geht gewöhnlich der thermischen Erregung voraus und würde sich ebenso wie diese daraus erklären lassen, dass der Molekülkern die oxydablen Atomgruppen und den intramolekularen O in der Wärme weniger fest bindet, so dass ein geringerer Reiz schon im Stande ist, diese aktiven Seitenketten desselben frei zu machen. Es scheint aber, als ob die Erwärmung bis zu einer gewissen Grenze, bei welcher sie noch nicht erregend und schädigend wirkt,

*) Rosenthal u. Afanasieff, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1865. — Bernstein, Pflügers Arch. Bd. XV. 1877. S. 310.

noch einen andern Einfluss auf den Zustand der Moleküle ausübt. Es giebt offenbar für die Organe ein Optimum der Temperatur, bei welcher die Ernährungsprocesse am lebhaftesten vor sich gehen und die Erregbarkeit und Leistungsfähigkeit zu einem Maximum anwächst. Diese Temperatur liegt für die Muskeln und Nerven des Frosches wahrscheinlich zwischen 15—25° C. Denkt man sich, dass bei dieser Temperatur die Assimilirung von oxydablen Atomgruppen und von intramolekularem O eine sehr lebhafte ist, dass aber die Kraft, mit welcher der Molekülkern dieselben bindet, noch keine Verminderung erleidet, so werden wir in diesem Zustande eine Steigerung der Leistungsfähigkeit wahrnehmen, insofern die Spannkräfte der Moleküle erhöht sind und ein Reiz von constanter Stärke daher eine grosse Menge derselben auslösen wird. Steigt nun die Temperatur über diese Grenze hinaus, und verringert sich in Folge dessen die Bindekraft des Molekülkerns, so werden deshalb Erregungen eintreten, weil die vorher angesammelten Atomgruppen nicht mehr festgehalten werden können und der Oxydation unterliegen. Beim Uebergang in diesen Zustand wird auch noch eine erhöhte Erregbarkeit bemerkbar sein.

Im Zusammenhang mit diesen Einwirkungen der Temperatur auf Muskel und Nerven haben wir auch die elektrischen Veränderungen zu betrachten, welche hierbei auftreten. Es ist von Hermann*) gefunden worden, dass die Kraft des Muskelstromes mit der Temperatur bis zu einer gewissen Grenze steigt, und mit sinkender Temperatur beträchtlich abnimmt. Er konstatirte ferner, dass wärmere Stellen des Muskels sich positiv gegen kältere verhalten. Steiner**) bestätigte dies Verhalten des Muskelstroms beim Erwärmen und Abkühlen, und giebt an, dass ein Maximum seiner Kraft bei 35—40° C. eintritt. Für den Nervenstrom, welcher sich ähnlich verhält, fand er ein Maximum zwischen 14—25° C.

Unsre Theorie vermag in folgender Weise von diesen Erscheinungen Rechenschaft zu geben. Wenn mit steigender Temperatur zunächst eine stärkere Assimilirung in den Molekülen vor sich geht, so muss daraus eine Verstärkung des Eigenstromes erfolgen. Dies kann aber nur bis zu einer gewissen Temperaturgrenze hin geschehen, denn darüber hinaus erzeugt die Wärme Spaltungen des Moleküls, welche Erregung und Tod zur Folge haben. So erklärt sich das Temperatur-Optimum, welches dem Muskel- und Nervenstrom zukommt. Steiner hat auch beobachtet, dass beim Nerven ein Wiederanwachsen der Stromkraft eintritt, wenn er wieder auf das Optimum herab abgekühlt wird, nachdem er darüber hinaus erwärmt war. Dies wird freilich nur

*) Pflügers Archiv IV. 1871. S. 163.

**) Archiv f. Anat. u. Phys. von du Bois-Reymond. 1876. S. 403.

unter günstigen Bedingungen eintreten, weil die Molekülkerne durch die höhere Temperatur selbst angegriffen werden. Beim Muskel tritt oberhalb des Optimums zu schnell Zersetzung und Tod ein, um dasselbe beobachten zu lassen.

Nach unsrer Vorstellung müsste nun bei einer Abkühlung der Organe unter das Optimum die Ladung der Moleküle der Temperatur entsprechend abnehmen, d. h. wir schreiben den Molekülkernen die Eigenschaft zu, je nach der herrschenden Temperatur die Ladungen schwächer oder stärker zu assimiliren und zu binden. Das Maximum der Assimilirung und Bindung findet in den Grenzen des Temperaturoptimums statt. Eine jede Abkühlung unter dieselbe kann daher mit einem Verlust an Ladungen, also auch mit Erregungen verbunden sein, und diese Wirkung tritt um so deutlicher auf, je schneller die Temperaturschwankung ist. In der That haben ja einige Beobachter wenigstens am Nerven bei einer schnellen Abkühlung gegen 0° und darunter Zuckungen auftreten sehen. Geht aber, wie es gewöhnlich der Fall ist, die Abkühlung langsam vor sich, so pflegen keine merklichen Erregungen aufzutreten, weil die Menge der freiwerdenden Ladungen in der Zeiteinheit zu gering ist. Die Abnahme des Eigenstromes in der Abkühlung ist daher einer einmaligen negativen Schwankung analog zu setzen, welche bei constanter niederer Temperatur stationär bleibt. Dieselbe kann aber auch bei einer niederen Temperaturgrenze in gänzlichen Verlust der Ladungen und Tod übergehen, namentlich wenn die niedere Temperatur lange einwirkt (Hermann l. c.).

Es ist von Hermann ferner beobachtet worden (l. c.), dass warme Längsschnittspunkte des Muskels sich positiv gegen kältere verhalten. Nach unsrer Auffassung ist dies dadurch zu erklären, dass in dem wärmeren Abschnitte der Faser eine stärkere Ladung der Moleküle sich herstellt als in den kälteren. Der Strom entsteht daher durch die Differenz der Spannungen an beiden Längsschnitten. Der wärmere Längsschnitt erhält eine stärkere positive Spannung als der kältere. Die negativen Ladungen der Moleküle kommen dagegen nicht zur Wirkung, da sie nach beiden Seiten hin gerichtet sind.

Diese Ableitung setzt demnach voraus, dass die Kraft der Moleküle mit der Temperatur bis zu einem gewissen Punkte wächst und sucht zugleich einen Grund für diese Veränderung in dem Einfluss, den die Temperatur auf den chemischen Process des Stoffwechsels ausübt.

Die Hermann'sche Contakttheorie lässt dagegen eine weitere Deutung der Vorgänge nicht zu. Sie nimmt an, dass erstens wärmere lebende Substanz sich durch den Contakt positiv gegen kältere lebende verhalte, und dass zweitens die Kraft

zwischen lebender und abgestorbener Substanz mit der Temperatur wachse, ohne für beide Erscheinungen einen gemeinsamen Grund angeben zu können. Es muss nach dieser Theorie ferner angenommen werden, dass die Muskelsubstanzen in den verschiedensten Zuständen der Ernährung und des Absterbens und von verschiedenen Temperaturgraden beim Contakt mit einander Spannungsreihen bilden, in derselben Weise, wie es die Metalle thun.

§ 7. Ueber die Beziehung der negativen Schwankung zur Latenz der Muskelzuckung.

In neuerer Zeit sind mehrfache Versuche über die Bestimmung der Latenzdauer für die Muskelzuckung angestellt worden, welche zu sehr viel kleineren Werthen geführt haben, als die älteren Versuche von Helmholtz und Anderen. Ich nenne von diesen nur diejenigen von Gad*), welcher für den direkt gereizten M. Gastrocn. eine Latenz von etwa 0,004″ fand, und die später erschienene sehr umfangreiche Untersuchung von Tigerstedt**) über denselben Gegenstand, welcher für den direkt gereizten und wenig belasteten curarisirten oder uncurarisirten Muskel unter Anwendung von stärkeren Oeffnungsinduktionsschlägen ungefähr denselben oder einen etwas grösseren Werth findet.

Abgesehen davon, dass die Art und Stärke der Reizung, ferner Temperatur und Zustände des Muskels einen unverkennbaren Einfluss auf diesen Werth ausüben, unterliegt es wohl nach den bisherigen Ergebnissen namentlich der letztgenannten Arbeit keinem Zweifel, dass die grösseren oder geringeren Werthe für die Muskellatenz von der Belastung und Trägheit der zu bewegenden Massen abhängig sind. Es wird daher nicht Wunder nehmen, dass die älteren Versuche mit Belastung schwerer Myographienhebel von beträchtlichem Trägheitsmomente grössere Werthe ergeben haben, als die neueren, in denen möglichst leichte Hebel angewendet wurden.***) Dazu kommt noch, dass die Methode des elektromagnetischen Signals, dessen sich auch Tigerstedt bedient hat, viel empfindlicher ist, als die meist angewendete graphische, und den Moment der Erhebung früher angiebt als letztere.

Tigerstedt zieht aus seinen Versuchen den Schluss, dass, wenn unter den

*) Du Bois' Archiv, 1879. S. 250.

**) Du Bois' Archiv, 1885. Suppl.-Bd. S. 111—265.

***) In den Versuchen von Tigerstedt erscheint die Latenz nach Anbringung von Schwungmassen in der Nähe der Axe nur wenig vergrössert, doch würde dies wohl in stärkerem Grade der Fall sein, wenn man dieselbe etwas weiter von der Axe entfernt anbringt.

genannten Bedingungen die Latenz des Gesammtmuskels sich als eine so geringe erweist, die Latenz eines Muskelelementes in Wirklichkeit noch viel kleiner sein müsse, weil eine merkliche Verkürzung erst eintreten könne, wenn die Contraction eine Anzahl von Muskelelementen ergriffen habe. Er geht hierbei von der Voraussetzung aus, dass die Reizung nach den Versuchen von Hering und Biedermann nur an den kathodischen Stellen der Fasern stattfindet, wenn der Muskel total durchströmt wird. Wenn sich daher die Contraktion in einem Zeitraum von 0,004" etwa über 12 mm ausgebreitet habe, so fange sie an, mechanisch merkbar zu werden.

Diese Voraussetzung geht von der Vorstellung aus, dass die kathodischen Stellen der Fasern nahezu nur ein oder wenige Muskelelemente enthalten. Es wird zwar zugegeben, dass bei dem unregelmässig gebauten M. Gastrocn. diese Stellen eine gewisse Ausdehnung besitzen müssen, dagegen soll dies am M. Sartorius, welcher unter gleichen Bedingungen der Reizung dieselbe Latenz zeigt, nicht der Fall sein. Mir scheint nun, dass auch am M. Sartorius die anodischen und kathodischen Stellen der Fasern sich keineswegs auf die Polstellen oder bei totaler Durchströmung auf die Faserenden beschränken, sondern dass die ganze intrapolare Strecke in eine anodische und kathodische Hälfte zerfallen muss, die durch einen Indifferenzpunkt in einander übergehen. Die kathodischen Stellen der Fasern werden also immer eine gewisse Ausdehnung besitzen, und dies wird um so mehr in Betracht kommen, je stärker die angewendeten Ströme sind. In den Tigerstedt'schen Versuchen sind diese aber von einer so enormen Stärke (Oeffnungsinduktionsschläge bei übereinandergeschobenen Rollen), wie man sie sonst nicht anzuwenden pflegt, dass die Wirksamkeit der Kathode sich sehr wohl beinahe über den halben Muskel ausdehnen kann. Man tödte, um sich davon zu überzeugen, ein Muskelende thermisch ab und sende einen Schlag von solcher Stärke in terminaler Richtung hindurch und man wird eine heftige Zuckung eintreten sehen. Dieser Umstand beweist zur Genüge, dass in den Tigerstedt'schen Versuchen sich die Reizung nicht auf die Faserenden beschränkte, sondern dass sie in einem grossen Theile der kathodischen Hälfte stattfand. Schwächere Induktionsströme dieser Richtung sind freilich ebenso wie Schliessungen terminaler, constanter Ströme von mässiger Stärke aus bekannten Gründen unwirksam. Wenn also in den Tigerstedt'schen Versuchen die gefundene Latenz von 0,004" nicht aus einer Fortpflanzung der beginnenden Contraktion erklärt werden kann, so erscheint es mir gänzlich unbegründet, dem Muskelelement eine noch kleinere Latenz zu vindiciren. Tigerstedt geht aber in seiner Schlussfolgerung noch weiter, indem er sagt: „Nach Allem, was ich hier bemerkt habe, kann ich keinen andern Schluss aus dem

vorliegenden Beobachtungsmaterial ziehen, als diesen, dass die mechanische Latenzdauer des Muskelelementes eine Grösse derselben Ordnung wie die Latenzdauer der negativen Schwankung oder des Actionsstromes darstellt. Wenn die negative Schwankung überhaupt eine Latenzdauer hat, ist sie, wie die Untersuchungen von v. Bezolds, Bernsteins und Hermanns nachgewiesen haben, nicht länger als 0,001". Eine Grösse derselben Ordnung ist nun auch die mechanische Latenzdauer des Muskelelementes."

Was nun eine etwaige Latenz der negativen Schwankung anbetrifft, so ist wohl aus den Bezold'schen Versuchen, in denen die sekundäre Zuckung mit der primären verglichen wurde, über ihr Vorhandensein nichts zu folgern, da hier noch die damals unbekannte Erregungszeit der Nervenenden in Betracht kommt und die Berechnung wegen der Nervenlänge eine unsichere ist. Dagegen führten meine Versuche über den zeitlichen Verlauf der Schwankung allerdings zu der Folgerung, dass eine Latenz derselben, ebenso wie beim Nerven, nicht nachweisbar sei.*) Einen direkten Beweis hierfür werde ich in der nächsten Zeit durch neue Versuche beibringen. Hermann konnte am direkt gereizten Muskel die Beobachtungszeit nur bis 0,001" dem Reizmomente nähern und in diesem Falle noch starke Schwankung wahrnehmen.

Wenn daher die negative Schwankung keine mit unsern Mitteln nachweisbare Latenz besitzt, die Zuckung dagegen für unsre Wahrnehmung in den ersten Momenten der Erregung noch latent ist, so ist man meiner Ansicht nach nicht berechtigt, den Beginn beider Vorgänge der Zeit nach als coordinirt zu betrachten. Vielleicht dürfte es gelingen, durch eine noch empfindlichere Methode, als die bisherigen es waren, die Latenz noch um einige Zehntausendstel Sekunden zu verkürzen, so wird doch immer die principiell wichtige Differenz bestehen bleiben, dass die negative Schwankung nach der Reizung mit einer enormen Geschwindigkeit zu ihrem Maximum anwächst, während die Contraktion in diesem Zeitraume sich jeder Wahrnehmung gänzlich entzieht, und, wenn überhaupt schon im Entstehen, mit einer unendlich kleinen Geschwindigkeit anhebt. Ich bin daher der Meinung, dass die Latenzen beider Vorgänge Grössen von sehr verschiedener Ordnung sein müssen. Es ist freilich richtig, dass die Latenz der Zuckung keineswegs als eine scharf begrenzte Grösse zu betrachten ist, sondern dass sie unmerklich in das Stadium der Contraktion übergeht. Aber wenn wir unter Latenz eben jenen Zustand des Muskels verstehen, in welchem der Contraktionsvorgang sich in einer unmerklichen Entwickelung befindet,

*) Untersuch. u. s. w. S. 58.

so muss man doch derselben eine endliche Grösse zuschreiben. Diese Auffassung gilt nicht nur für den Gesammtmuskel, sondern auch für das Muskelelement. Denn in dem kurzen Zeitraume der Latenz kann sich auch ein direkt gereiztes Element nur ausserordentlich wenig contrahirt haben, da das Maximum seiner Contraktion in einen sehr viel späteren Zeitraum fällt. Es ist daher auch für das Muskelelement nicht zu bestreiten, dass die Geschwindigkeit, mit welcher die negative Schwankung einsetzt, eine sehr viel grössere als diejenige ist, mit welcher die Contraktion sich entwickelt.*)

Ich hatte in meinen „Untersuchungen"**) dieses zeitliche Verhalten der negativen Schwankung zur Contraktionswelle als ein principiell wichtiges hingestellt und darauf hin theoretische Betrachtungen gegründet, auf die ich jetzt zurückkommen muss. Der von mir ausgesprochene Satz lautete: „Jedes Element der Muskelfaser vollzieht erst den Process der negativen Schwankung, bevor es in den Zustand der Contraktion eintritt." Diese etwas dogmatisch klingende Formulirung trifft meiner Ueberzeugung nach auch dann noch im Princip das richtige, wenn die Latenz der Zuckung dem Ablauf der Schwankung nicht mehr hinreichenden Raum gewähren sollte.

Nach den von mir angestellten Messungen über die Dauer der negativen Schwankung gelangte ich für dieselbe zu einem Werthe von etwa 0,004". Wenn nun die experimentell jetzt festgestellte Zuckungslatenz etwa dieselbe Grösse zeigt, so würde die negative Schwankung noch allenfalls darin Platz finden. Es ist jedoch wohl darauf zu achten, dass ich bei meiner Art der Beobachtung das langsam ablaufende Ende der Schwankung von der Messung ausgeschlossen hatte.***) Dieses Ende der Schwankung, welches sich bei periodischer Reizung zu einer länger dauernden Nachwirkung summirt, wird dagegen mitgemessen, wenn man, wie es Hermann†) gethan hat, die Dauer einer Schwankung bei einmaliger Reizung beobachtet. Er hat daher in einigen Fällen grössere Werthe, als ich sogar bis zu 0,01" gefunden.

Im Princip müsste man nun freilich dieses langsam ablaufende Ende der Schwankung, auch wenn man es als eine Nachwirkung auffasst, mit zu dem ganzen Vorgange rechnen. Aber ganz abgesehen davon, dass sich vielleicht in dem unversehrten und normal ernährten Muskel der Vorgang schneller gestaltet als im aus-

---

*) Ich glaube, dass mit dieser Ueberlegung auch jene Bedenken beseitigt sind, welche Gad (du Bois' Archiv 1879. S. 251) gegen die Uebertragung des Verhaltens von Schwankung und Zuckung vom Gesammtmuskel auf das Muskelelement mir gegenüber hervorhebt.

**) A. a. O. S. 58—60.

***) S. 55 a. a. O.

†) Pflügers Archiv. 1877. XV. S. 233.

geschnittenen verletzten, kommt es auf eine feste Grenze der ablaufenden Schwankung im Wesentlichen nicht an, sondern der Kernpunkt der Sache liegt vielmehr darin, dass in jedem Muskelelement der Process der Schwankung längst eine ansehnliche Grösse erreicht hat, bevor die Entwickelung der Contraktion eine merkliche geworden. Keineswegs aber ist es nach obigem Satze erforderlich, dass der elektrische Zustand der Muskelsubstanz nach jedem Reize derselbe geworden sei, wie vor demselben, damit eine Contraktion zu Stande komme.

Wenn mithin der Satz bestehen bleibt, dass die Reizwelle der Contraktionswelle voraneilt, so scheint mir bei einem so gesetzmässigen Verhalten die Schlussfolgerung berechtigt, dass zwischen beiden nicht ein accidenteller, sondern ein causaler Zusammenhang existirt, und dass die erstere ein causa efficiens der letzteren ist. Es hat sich bei mir im Anschluss an die vorangeschickte Theorie die Vorstellung befestigt, dass der ansteigende Theil der Reizwelle das Zeichen für das Freiwerden der chemischen Spannkräfte in der lebenden Faser darstellt, der absteigende Theil derselben dagegen das Zeichen für die Wiederherstellung der Spannkräfte; oder mit anderm Ausdruck, der ansteigende Theil bedeutet die Dissimilirung, der absteigende die Assimilirung der Muskel- und Nervensubstanz.

Von diesem Gesichtspunkte aus wird es einleuchtend, dass der anhebende Theil der Reizwelle oder negativen Schwankung den Zeitraum begreift, in welchem diejenigen Spannkräfte ausgelöst werden, welche sich in der Muskelfaser in die Contraktion umsetzen, und dass sonach eine zeitliche Differenz in der Entwickelung beider Vorgänge bestehen muss, dass dagegen der ablaufende Theil der Reizwelle sehr wohl noch mit dem Beginn der Zuckung zusammenfallen kann. Bei der Unvollkommenheit unsrer Vorstellungen über den Molekularmechanismus der contractilen Substanz, wird es gestattet sein, diese Anschauung durch einen Vergleich zu erläutern. Am plausibelsten erscheint es mir, wie es schon oft geschehen ist, die Contractionsprocesse den explosiven Erscheinungen analog zu setzen. Beim Abschiessen eines Gewehres werden durch die Entzündung der Patrone chemische Spannkräfte freigemacht, die vermöge der sich entwickelnden Gase in Bewegung umgesetzt werden. Der chemische Process der Explosion muss dem mechanischen Vorgange als causa efficiens vorangehen und ist bei einer zweckmässig eingerichteten Schusswaffe im Wesentlichen vollendet, bevor die Kugel den Lauf verlassen hat. Vom theoretischen Standpunkte aus wird man auch in diesem Falle eine Latenz der Bewegung annehmen können, die bis zu dem Momente reicht, in welchem der Druck der Gase den Widerstand der Kugel überwunden hat.

Vergleichen wir nun den Process der negativen Schwankung dem chemischen Process der Explosion, die Zuckung dagegen der Bewegung der Kugel, so stimmen sie beide darin überein, dass die ersteren Vorgänge im Wesentlichen schon vollendet sind in einem Stadium, in welchem die letzteren erst anfangen sich merklich zu entwickeln. Es ist immerhin denkbar, dass ebenso wie im Gewehrlaufe der Uebergang der Molekularbewegung in die Massenbewegung schon seinen Anfang nimmt, bevor alle Spannkräfte zur Auslösung gelangt sind, dies auch im Muskel der Fall ist. Indessen gehen im Muskel die Erscheinungen so sehr viel langsamer als dort vor sich, dass der merkliche Beginn der Bewegung erst dann einzutreten scheint, nachdem eine gewisse Summe von Spannkraft freigemacht ist. Welcher Art im Muskel diese Umwandlung freiwerdender Spannkraft in Bewegung ist, wissen wir ja bis jetzt noch nicht.

Wenn wir den Vergleich noch weiter ausdehnen wollten, so hätten wir den absteigenden Theil der Reizwelle einer neuen Ladung der Schusswaffe analog zu setzen.*) Diese frische Ladung der Muskelmoleküle geschieht aber beim quergestreiften Muskel unter günstigen Bedingungen vermöge der Ernährung gewöhnlich so schnell, dass sie meist schon stattgefunden hat, bevor die Zuckung aus ihrem Anfangsstadium herausgetreten ist. Aber es kann auch der Fall sein, dass die Ladung eine mehr oder weniger träge ist, und dann wird das Ende der Reizwelle mehr oder weniger in den Anfang der Zuckung hineinreichen. Am ausgeschnittnen Herzmuskel scheint dies in beträchtlichem Grade der Fall zu sein, denn nach Versuchen von R. Marchand**) dauert die Einzelschwankung 0,5 bis über 1'', während die Latenzen der Contraktionen im Mittel etwa 0,2'' zeigen. Das Maximum der Schwankung hingegen liegt etwa 0,13'' hinter dem Beginn derselben, und daher meist vor dem merklichen Anfange der Contraktion.

Man wird der ausgesprochenen Anschauung die Frage entgegenhalten, weshalb nur das Stadium der entstehenden Reizwelle und nicht vielmehr das der ganzen Welle der Spannkraftauslösung entsprechen solle, denn man könnte sich auch vorstellen, dass der chemische Process der Dissimilirung mit dem Maximum der Reizwelle sein Maximum erreiche und im absteigenden Theile allmählig absänke. Gegen die letztere Auffassung spricht aber die Nachwirkung der negativen Schwankung, die um so stärker wächst, je länger der Muskel tetanisirt wird. Da diese aber nichts anderes bedeutet, als eine Verlängerung des abnehmenden Theils der Reizwelle, so ist anzu-

*) Zu diesem Vorgange gesellt sich auch die Entfernung der Zersetzungsproducte.

**) Pflügers Archiv. XV. S. 532.

nehmen, dass die inneren Vorgänge im Muskel während der Abnahme der Reizwelle und im Stadium der Nachwirkung auch ihrem Wesen nach dieselben sind, demnach nicht einer Auslösung von Spannkräften entsprechen, sondern mit den Vorgängen der Erholung, d. h. der Ansammlung von Spannkräften zusammenfallen.

Es ist für die gegebene Anschauung gleichgültig, ob man von einer Molekulartheorie oder einer Alterationstheorie des Muskelstromes ausgeht. Während aber die letztere die negative Schwankung nur als eine Begleiterscheinung des Erregungsprocesses auffasst, insofern sie behauptet, dass erregte Substanz durch den Contakt gegen ruhende, negative Spannung annimmt, gestattet eine Molekulartheorie, einen ursächlichen Zusammenhang zwischen den elektrischen und Erregungsvorgängen aufzufinden. Im Sinne einer solchen Theorie kann man sich vorstellen, dass die elektromotorische Kraft des Muskelstromes, d. h. der Moleküle des Muskels, ein Maass für die Menge der vorhandenen Spannkräfte sei, denn es stimmt mit dieser Annahme die Beobachtung überein, dass alle Einflüsse, welche die Leistungsfähigkeit des Muskels herabsetzen, auch den Strom schwächen und vice versa.

Wenn wir demnach die von uns aufgestellte elektrochemische Molekulartheorie als Ausgangspunkt der Betrachtung wählen, so leuchtet es ein, dass der elektrochemische Process die Vorbedingung der Contraktion sein muss. Die Auslösung des Processes durch den Reiz oder die zugeleitete Nervenerregung besteht demnach in der Entwickelung des elektronegativen O, welcher die elektropositiven Jonen an den Längsschnitten der Molekülreihe verzehrt. In diesem Zeitraume beobachten wir die negative Schwankung; die Contraktion kann aber erst eine Folge dieses Processes sein, insofern die chemische Veränderung des Moleküls die Ursache einer physikalischen Aenderung desselben und der ganzen Molekülreihe wird. Um sich eine Vorstellung davon zu machen, könnte man annehmen, dass die an den Längsschnitten der Moleküle sich anhäufenden Zersetzungsprodukte (H_2O, CO_2 und Milchsäuremoleküle u. s. w.) den Querschnitt derselben vergrössern und so eine Verdickung und Verkürzung der Molekülreihe bewirken. Die sich an den Längsschnitten der Molekülkerne anlagernden Moleküle der Zersetzungsprodukte gehen vielleicht mit dem Kern eine molekulare Bindung ein oder haften durch molekulare Attraktion, bis sie sich durch weitere chemische und physikalische Einflüsse der Ernährungsflüssigkeit wieder ablösen. Die Anlagerung der Wassermoleküle daselbst kann sehr wohl als ein Quellungsvorgang eigenthümlicher Art aufgefasst werden, der sich von der gewöhnlichen Quellung eben dadurch unterscheidet, dass er nur in der Querrichtung der Faser erfolgt und dadurch eine Verkürzung derselben in der Längsrichtung veranlasst. Dieser mechanische Vor-

gang kann sich daher nur in dem Maasse entwickeln, als der chemische Process hierzu das Material liefert, und läuft seiner Natur nach viel langsamer ab als letzterer. Man hat seit den Weber'schen Untersuchungen die Contraktion meist einer elastischen Zusammenziehung eines gedehnten Körpers verglichen, und in der That passt dieser Vergleich auch zu dem Sinne unsrer Theorie recht gut, wenn wir annehmen, dass nach Anlagerung der Zersetzungsmoleküle an den Längsschnitten insbesondere durch die H_2O Imbibition, das elastische Gleichgewicht der Kerne derart verändert wird, dass sie sich zu verkürzen streben. Die Verkürzung kann aber deshalb einer elastischen an Form nicht gleich sein, weil die physikalische Aenderung der Moleküle eine gewisse Zeit in Anspruch nimmt. Daher hebt die Contraktion mit sehr geringer Geschwindigkeit an, und der elastische Gleichgewichtszustand der Moleküle ändert sich beständig während der Contraktion.

Es ist richtig, dass es auch nach unsrer Theorie in Wirklichkeit eine abgegrenzte Latenz der Muskelzuckung nicht giebt. Denn sobald nur der chemische Process an den Molekülen begonnen hat, kann schon, während er noch wächst, die Contraktion in den minimalsten Anfängen sich entwickeln. Aber sie wird für unsre Wahrnehmung erst merklich, wenn der chemische Process bis zu einer gewissen Höhe angestiegen ist. Die Beobachtung der negativen Schwankung lehrt uns, dass der chemische Process sein Maximum zu einem Zeitpunkte erreicht, in welchem es mit unsern Hilfsmitteln nicht gelingt, eine Spur der Zusammenziehung nachzuweisen.

Ich halte daher den Satz*) aufrecht, dass die negative Schwankung die nothwendige Vorbedingung für die Contraktion ist. Dagegen ist dies nicht so zu verstehen, dass jedes Element der Muskelfaser den Process der negativen Schwankung vollendet haben müsse, bevor es in den Zustand der Contraktion eintritt. Es ist durchaus nicht erforderlich, dass der Muskelstrom wieder zu seiner frühern Höhe angestiegen sei, damit die Zuckung beginne, denn das Wiederansteigen des Stromes bedeutet nicht mehr Auslösung, sondern vielmehr Wiederansammlung von Spannkräften. Es ist aber auch nicht erforderlich, dass die negative Schwankung ihr Maximum erreicht habe, damit es zu einer Zuckung komme, sondern diese kann schon während der Auslösung der Spannkräfte beginnen. In Wirklichkeit aber verhält es sich so, dass ein grosser Theil der negativen Schwankung vollendet ist, bevor die Zuckung anhebt.

*) S. Untersuchungen S. 92.

§ 8. Schlussbemerkung.

Zum Schluss ist es wohl am Platze, gewisse principielle Bedenken zu erörtern, welche man der aufgestellten Theorie entgegen setzen wird.

Man wird erstens sagen, dass keine Berechtigung vorliege, Moleküle von solcher Beschaffenheit in der lebenden Substanz anzunehmen, wie sie die Theorie verlangt und dagegen ähnliche Einwendungen erheben, wie dies gegen die du Bois'sche Molekulartheorie geschehen ist. Dieselben betrafen aber hauptsächlich die Annahme peripolarer Molekeln von gewisser Form, die Fähigkeit derselben in bipolare zu zerfallen und sich um gewisse Gleichgewichtslagen zu bewegen und zu drehen. Derartige Einwendungen fallen bei unsrer Theorie fort, da sie den Molekülen eine bestimmte körperliche Gestalt nicht zuertheilt, sondern nur voraussetzt, dass sie zu Längsreihen aggregirt sind und auch Bewegungen und Drehungen derselben nicht zu Hilfe nimmt.

Es muss zugestanden werden, dass die du Bois'sche Molekulartheorie einen weiteren Ausbau in mechanischer und elektrischer Richtung nicht gestattete, ohne zu sehr einseitigen Anschauungen über die Constitution der lebenden Materie zu gelangen. Unsre Theorie dagegen versucht es nach chemischer Richtung hin, den Ausbau fortzuführen und gründet ihn auf die bekannten Beziehungen, welche zwischen Elektrizität und Chemismus herrschen.

Man wird nun freilich auch vom chemischen Standpunkte aus einwenden, dass die Chemie bisher Moleküle von solchen Eigenschaften, wie sie unsre Theorie verlangt, noch nicht kennt, und dass dieselben demnach nicht als chemische Moleküle gelten können. Es ist nun freilich richtig, dass zwischen dem Begriff des chemischen Moleküls und dem des Moleküls der lebenden Substanz nach unsrer Theorie eine Kluft existirt, welche wir noch nicht ausfüllen können. Aber es steht diese Theorie keineswegs in irgend welchem Widerspruch mit den chemischen Vorstellungen von der Constitution des lebenden Eiweiss. Sie betrachtet vielmehr den Molekülkern als das Molekül des lebenden Eiweisses, und kann ihm jedwede Constitution zuschreiben, soweit sie die Chemie zu ermitteln vermag. Es ist ferner eine wohlbegründete Annahme, dass das lebende Molekül O zu assimiliren vermag, ja sogar in grösserer Menge aufspeichern kann, ohne dass er sofort zur Oxydation verwendet wird. Andrerseits ist es sehr wahrscheinlich, dass Kohlehydrate und Fette, welche nicht zum Aufbau des lebenden Eiweisses dienen, sondern der Verbrennung anheimfallen, nicht in dem Säftestrom, ebensowenig wie das circulirende Eiweiss, verzehrt werden, sondern nur innerhalb der

lebenden Substanz. Es muss also eine Anlagerung derselben irgend welcher Art an das Eiweissmolekül stattfinden. Welcher Art diese Bindung ist, ob eine Atomverkettung oder eine sogenannte molekulare chemische Bindung oder eine Bindung andrer Natur, kann die physiologische Chemie nicht entscheiden. Es sprechen aber einige allgemeine Ueberlegungen dafür, dass es sich hier nicht um die gewöhnliche Atomverkettung handelt, wie in chemischen Verbindungen, sondern um eine Bindung eigenthümlicher Art. Bekanntlich hat man in jüngster Zeit das Verhalten des lebenden Eiweisses zu den oxydablen Körpern dem eines Fermentes verglichen, insofern es die Oxydation derselben veranlasst. Es unterscheidet sich nur insofern von den Fermenten, als es selbst beständig gespalten und oxydirt wird. Die Wirkung der uns bekannten ungeformten Fermente erscheint mir aber schon nicht mehr als eine rein chemische im gewöhnlichen Sinne aufgefasst werden zu können, gleicht vielmehr in hohem Grade den Contakterscheinungen. Wenn Platinschwamm, in Knallgas getaucht, die Verbindung der Gase herbeiführt, so nehmen wir nicht an, dass das Platin, wenn auch nur vorübergehend, mit den Gasen eine chemische Bindung eingehe, sondern leiten den Vorgang aus der Verdichtung der Gase ab. Unstreitig hängt mit dieser Eigenschaft des Platins aber auch das Vermögen zusammen, sich mit Gasen zu beladen und sich zu polarisiren. Bei den Fermenten liegt es freilich näher, an eine chemische Attraktion gegenüber den spaltbaren Körpern zu denken, doch ist es bis jetzt nicht gelungen, dadurch allein den Vorgang hinreichend zu erklären, es ist vielmehr anzunehmen, dass zwischen den chemischen Affinitäten und den Attraktionen andrer Art, welche hier ins Spiel treten, eine uns noch unbekannte Beziehung herrscht.

Wir sind daher noch nicht im Stande, unsre Theorie über die Constitution des lebenden Moleküls in chemischer und physikalischer Richtung erschöpfend zu begründen, und sind genöthigt, der Erfahrung durch die Hypothese vorzugreifen. Es kann dies aber ein wesentlicher Einwand gegen dieselbe nicht sein, denn sobald Hypothesen im Stande sind, eine grosse Reihe von Thatsachen aus einem gemeinsamen Principe abzuleiten, muss in ihnen ein Theil der Wahrheit enthalten sein.



Ueber

die Sauerstoffzehrung der Gewebe.

Von

J. Bernstein.



Der Sauerstoffverbrauch des Gesammtorganimus ist schon vielfach zum Gegenstand der Untersuchung gewählt und unter mancherlei Bedingungen der Messung unterworfen worden. Aber nur sehr wenige Beobachtungen existiren über den Sauerstoffverbrauch in den Geweben der verschiedenen Organe, weil sich einer Messung derselben grosse Schwierigkeiten entgegenstellen. Um eine solche auszuführen, müsste man erstens wissen, wie viel Blut in der Zeiteinheit durch ein bestimmtes Organ hindurchfliesst, zweitens müsste man die Differenz im Sauerstoffgehalt des ein- und ausfliessenden Blutes genau messen, und würde dann berechnen können, wieviel Sauerstoff von der Gewichtseinheit des Organes in der Zeiteinheit verzehrt wird. Die Bestimmung der durch ein Organ strömenden Blutmenge ist aber bekanntlich mit grossen Fehlern behaftet, ohne erhebliche vivisektorische Eingriffe nicht auszuführen, wodurch wiederum die Circulation nicht unerheblich gestört wird, und oft ist auch in Folge der Communication verschiedener Gefässgebiete mit einander der Blutstrom eines Organes nicht mit Sicherheit abzugrenzen. Ferner ist vorauszusehen, dass die Sauerstoffbestimmung im venösen Blut — der O-Gehalt des arteriellen als gleich angenommen — für verschiedene Organe nur sehr geringe Differenzen ergeben wird, welche oft innerhalb der Beobachtungsfehler liegen werden. Die gemachten Fehler multipliziren sich aber, wenn wir aus den gewonnenen Daten die in einer gewissen Zeit verzehrte O-Menge berechnen wollten. In neuerer Zeit hat Chauveau*) zwar den Gasgehalt des durch den Masseter und die Parotis strömenden Blutes gemessen und konstatirt, dass der procentische Gehalt desselben an O im Muskel viel bedeutender abnimmt als in der Drüse. Da wir aber die in der Zeiteinheit durchfliessenden Blut-

*) Comptes rendus. CIII. Nr. 21.

mengen nicht kennen, höchstens schätzen können, so lässt sich auch der O-Verbrauch beider Organe nicht direkt vergleichen. Dazu kommt noch, dass die Stromgeschwindigkeit je nach dem Zustand der Gefässe mannigfachen Schwankungen unterliegt. Dass im Muskel der O-Verbrauch während der Thätigkeit erheblich wächst, weiss man, da trotz der Strombeschleunigung der O-Gehalt des Venenblutes beträchtlich sinkt. Auch für die Parotis berechnet Chauveau während der Sekretion einen stärkeren O-Verbrauch als in der Ruhe, obgleich das hellere Venenblut im ersteren Falle einen höheren O-Gehalt zeigt, weil die erhebliche Strombeschleunigung während der Thätigkeit in Betracht gezogen werden muss.

Auf diese vor der Hand sehr schwierige und wenig versprechende Methode verzichtend, könnte man nun ferner daran denken, nach dem Vorgange von Vierordt den Blutstrom in den Organen zeitweise zu unterbrechen und spektroskopisch diejenigen Zeit zu messen, innerhalb welcher aus dem zurückgebliebenen Blutrest der O verschwunden ist. Je lebhafter der O-Verbrauch ist, um so schneller wird dies cet. par. geschehen. Der Versuch lässt sich aber nur an wenigen Körpertheilen oder Organen ausführen. und ist von Vierordt selbst nur am menschlichen Finger durch Umschnürung desselben erprobt worden. Zwar ist dieser schon aus verschiedenartigem Gewebe zusammengesetzt, Haut, Knochen, Sehne u. s. w., doch kommt in diesem Falle wohl hauptsächlich der O-Wechsel der Haut in Betracht. Grosse Schwierigkeiten aber dürfte es haben, den Versuch auch auf andere Körpertheile, namentlich innere Organe, auszudehnen. Es wäre hierzu erforderlich, erstens die Blutzufuhr absolut abzuschneiden, was in vielen Fällen durch Zuklemmung der grösseren Gefässe nicht vollständig zu erreichen sein wird, sondern nur durch Abschnürung des ganzen Organes, um alle kleineren Zuflüsse, wie bei der Niere durch die Kapsel, bei der Leber durch Ligamenta u. s. w. zu schliessen. Die spektroskopische Beobachtung dürfte an der mangelhaften Durchleuchtung dieser Organe scheitern, und ausserdem wäre ein vollkommener Luftabschluss derselben geboten, damit kein O von aussen eindringt. Abgesehen davon, wissen wir niemals genau, wieviel Blut in den Organen zurückgeblieben ist, können daher nicht berechnen, wieviel O die Gewichtseinheit derselben in der Zeiteinheit verzehrt hat.

Aus allen diesen Gründen habe ich geglaubt, dass die Untersuchung vor der Hand befriedigender ausfallen würde, wenn sich dieselbe auf die überlebenden Organe eben getödteter Thiere beschränkte. Dieselben befinden sich zwar mehr oder weniger im Zustande des Absterbens, dass sie aber noch eine Gewebsathmung besitzen, wissen wir aus mehrfachen Beobachtungen. Der Muskel scheidet nicht nur CO_2 an die um-

gebende Luft ab, sondern nimmt, wenn auch nur in sehr geringem Maasse, O aus derselben auf. Hermann*) betrachtet diese O-Aufnahme zwar nicht mehr als einen physiologischen Akt, weil sie auch am starren Muskel zu konstatiren ist. Ueberhaupt ist sie wegen der langsamen Diffusion von der Oberfläche aus so gering, dass sie, selbst als physiologisch betrachtet, nicht als Maass für das O-Bedürfniss der Gewebe benutzt werden kann. Grösser ist sie, wenn man den Muskel zerschneidet, sei es, dass die Querschnitte mehr Affinitäten dem O darbieten, sei es durch Vergrösserung der Oberfläche.

Grützner**) und Gscheidlen***) haben sich bemüht, nachzuweisen, dass der thätige Muskel ein stärkeres Reductionsvermögen besitze als der ruhende. Grützner hatte unter Anwendung von Pyrogallussäure und Eisenchlorid keine ganz entscheidende Resultate erhalten. Gscheidlen beobachtete, dass der thätige Muskel Natronnitrat schneller in Nitrit umwandle als der ruhende, ferner dass Indigolösung in verschliessbaren Fläschchen von ihm schneller entfärbt wird.

Die genannten Reagentien scheinen mir nun aber keineswegs geeignet, um das Reductionsvermögen der Gewebe mit einander zu vergleichen. Es liegt vielmehr am nächsten, hierzu die den lebenden Organen am meisten adäquate Flüssigkeit, nämlich die Lösung von Oxyhämoglobin zu verwenden.

Es war mir im höchsten Grade überraschend, dass folgender, höchst einfacher und instruktiver Versuch, welcher unsren weiteren Beobachtungen zu Grunde liegt, noch nirgends beschrieben worden ist. Man stelle sich eine verdünnte Froschblutlösung von 2—4 Cm. Blut auf 100 H_2O her, und füge 0,6 gr. ClNa. hinzu, zerschneide einen halben bis ganzen frischen Gastrocn. möglichst fein mit der Scheere, bringe die Masse in ein Fläschchen von etwa 5 Ccm. Inhalt, füge 2—3 Ccm. Blutlösung hinzu und fülle den übrigen Raum mit 0,6 ClNa.-Lösung aus, so wird man nach luftdichtem Verschluss des Fläschchens und mehrfachem Umschütteln desselben nach etwa 10—20 Minuten eine vollständige Reduction der Blutlösung vorfinden.†)

*) Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln, 1867.

**) Ueber einige chemische Reaktionen des thätigen und unthätigen Muskels. Pflügers Arch. VII. S. 254.

***) Ueber das Reduktionsvermögen des thätigen Muskels. Ebendaselbst 8. S. 506.

†) Einen dem eben beschriebenen ähnlichen Versuch habe ich nach Vollendung dieser Arbeit in einer Abhandlung von Rumpf, „Untersuchungen über die Wärmeregulation in der Narkose und im Schlafe“ (Pflügers Arch. Bd. XXXIII. S. 585) vorgefunden. In diesen Versuchen sollte geprüft werden, ob Morphium, Chloral und Chloroform einen direkten Einfluss auf die Reduktion des Blutes in den

Der Moment der beendeten Reduktion lässt sich spektroskopisch*) auf die Minute ziemlich genau angeben. Die gleiche Blutlösung allein bleibt dagegen oft 24 Stunden O-haltig.

Man ist, wie mir scheint, wohl berechtigt, anzunehmen, dass diese ziemlich schnelle O-Zehrung des zerkleinerten frischen Muskelgewebes eine physiologische ist, vielleicht nicht ganz gleichbedeutend aber gewiss sehr nahestehend derjenigen, welche im lebenden Organismus stattfindet. Reste von Lebenseigenschaften bleiben in dieser Gewebsmasse jedenfalls noch ziemlich lange erhalten. Wie dem aber sein mag, sicherlich haben wir es hier mit einer sehr bemerkenswerthen Reaktion des absterbenden Gewebes zu thun, welche immerhin einen Schluss auf das Verhalten des lebenden Organes gestattet, und aus diesem Grunde schien es mir der Mühe werth, weitere Versuche nach dieser Methode anzustellen. Von einer Einmischung von Fäulnissprocessen kann bei der Kürze der Versuchsdauer nicht die Rede sein.

A. Versuche am Frosch.

Die Organe der Kaltblüter, welche am längsten im überlebenden Zustande erhalten bleiben, werden vermuthlich auch nach der Zerkleinerung in ihren Trümmern einen grösseren Rest von Lebenseigenschaften bewahren, als die der Warmblüter. Es wurden daher Anfangs vornehmlich Versuche an den Organen von Fröschen vorgenommen, und im Allgemeinen in folgender Weise verfahren. Das blossgelegte Herz eines Frosches wurde angeschnitten und das ausfliessende Blut in einem Uhrschälchen mit einem Stäbchen defibrinirt. Dann wurden, wie schon oben angegeben, 2—4 Ccm. Blut in 100 Ccm. destillirten Wassers gelöst und nach der Lösung 0,6 gr. Cl Na zugesetzt. Die Flüssigkeit wurde filtrirt und in eine in Zehntel Ccm. getheilte Pipette

Geweben ausübe. Es wurden frische zerkleinerte Muskelmassen mit einer Quantität Blut und 0,75 % Kochsalzlösung in grossen Spitzgläsern vermengt, und bei auffallendem Lichte die eintretende Dunkelung des Blutes beobachtet, nachdem einer von zwei Portionen eine gewisse Menge der genannten Mittel zugefügt war. Für Morphium und Chloral ergaben sich keine Unterschiede. Es ist nicht angegeben, ob die Gläser verschlossen waren.

*) Ich bediene mich hierzu des Handspektroskops aus der Werkstatt von Schmidt & Hänsch (Berlin).

mit Quetschhahn gefüllt. Nach vollständiger Verblutung der Thiere können viele Organe ohne weiteres zum Versuche benutzt werden, da sie nur sehr geringe Blutreste enthalten. Andere dagegen, namentlich Leber, können erst nach vollkommener Ausspülung der Gefässe mit 0,6 Proc. Cl Na-Lösung verwendet werden. Es wurde daher diese Ausspülung mehrfach vorgenommen.

Meistens wurde 1 gr. Organsubstanz in einem Uhrschälchen abgewogen, mit der Scheere möglichst fein zerschnitten und in ein Fläschchen von 5 Ccm. Inhalt mit eingeriebenem Stöpsel möglichst vollständig hineingebracht. War nicht soviel Substanz vorhanden, so wurde dieselbe genau abgewogen, und von den andern damit zu vergleichenden Organen ebensoviel. Es kamen also immer in einem Versuche gleiche Gewichtsmengen verschiedener Organe oder derselben Organe in verschiedenen Zuständen zur Vergleichung. Dann wurden aus der Pipette meist 2 Ccm. Blutlösung in die Fläschchen hineingelassen, der übrige Raum mit 0,6 Proc. Cl Na-Lösung ausgefüllt, und durch Umrühren mit einem Stahlstäbchen alle Luft entfernt. Damit beim Verschliessen mit dem Stopfen keine Flüssigkeit verdrängt werde, wurde dieselbe nur bis an den Hals eingegossen, der Hals aber mit einigen Tropfen Mandelöl gefüllt und dann der Stopfen aufgesetzt, sodass dabei nur Oel ausfloss.

Zwei oder mehrere mit einander zu vergleichende Fläschchen werden nun alle paar Minuten in gleicher Weise geschüttelt oder besser rotirt und mit dem Spektroskop untersucht. Ich habe mich davon überzeugt, dass geringe Unterschiede in der Häufigkeit oder Stärke des Schüttelns keinen sehr merklichen Einfluss auf den Eintritt der Endreaktion besitzt, dass dagegen das Bewegen der Flüssigkeit überhaupt denselben wesentlich beschleunigt. Die Differenzen, um die es sich im Folgenden handelt, sind meistens so gross, dass ein merklicher Fehler sich aus diesen Umständen nicht einmengt.

Ebenso habe ich mich davon überzeugt, dass kleine, für das Auge eben noch merkliche Unterschiede in der Zerkleinerung der Gewebe keine wesentlichen Zeitdifferenzen bis zum Eintritt der Endreaktion verursacht. Ganze Organstücke oder grobe Theile derselben brauchen natürlich bis zur Aufzehrung des O längere Zeit. Füllt man aber z. B. zwei Fläschchen mit je 1 gr. M. Gastrocn. beider Seiten und mit derselben Blutlösung, so sieht man cet. par. in beiden die Endreaktion fast auf die Minute zu gleicher Zeit eintreten.

1. Muskel.

Es lag nun nahe, zuerst den lebenden und todtenstarren Muskel zum Versuch auszuwählen. Nach den oben genannten Vorbereitungen wurde 1 gr. Muskel zerschnitten in ein Fläschchen gebracht und dasselbe gut verschlossen in einem Wasserbade auf 45—50° C. 10 Minuten erwärmt. Auf diese Weise konnte beim Erwärmen weder ein Verlust von Wasser noch von flüchtigen Substanzen eintreten. Nach der Abkühlung wurde das Fläschchen zugleich mit einem zweiten, welches 1 gr. frische Muskelsubstanz enthielt, in oben beschriebener Weise mit der Blutlösung gefüllt.

Folgender Versuch giebt ein Beispiel hierfür.

	Leb. Musk.	Warmestarr. Musk.	(Gastrocn.)
Zeit bis zum Verschwinden des O	12′	1 St. 53′	Thier entbl., 3 Ccm. Blutlös.

Der Zeitunterschied ist beständig ein solcher, dass an einen Fehler aus obigen Gründen gar nicht zu denken ist.

Das Reduktionsvermögen der lebenden oder wohl genauer der frischen Muskelsubstanz ist also, in vorliegender Weise geprüft, ein äusserst in die Augen springendes. Wir finden aber, dass der wärmestarre Muskel dieses Vermögens nicht gänzlich entbehrt, denn die Selbstzehrung im Blute braucht sehr viel längere Zeit bis zu ihrer Vollendung. Im übrigen sind die Zeiten bis zur Reduktion beim starren Muskel nicht immer gleich im Verhältniss zum frischen, und dies erklärt sich vermuthlich daraus, dass das Absterben keineswegs bei einer bestimmten Temperatur eintritt, sondern mit der Zunahme der Wärme allmählig vorschreitet. Man kann also sagen, dass auch der starre Muskel noch geringe Reste von Lebenseigenschaften zurückbehält, die sich durch ein geringes Reduktionsvermögen kundgeben. Nun war es von hohem Interesse, mit dem frischen und wärmestarren Muskel den durch Siedehitze gänzlich abgetödteten Muskel zu vergleichen, wie folgende Beispiele zeigen:

Muskel (Gastrocn.)

	Lebend	100° C.	
Zeit	20′	$>$ 5 St.	3 Ccm. Lösung.

(M. Gracilis.)

	Wärmestarr	100° C.	
Zeit	1 St. 32′	4 St. 57′	2 Ccm. Lösung.

Wir finden also, dass der auf 100° erhitzte Muskel ein selbständiges, merkliches Reduktionsvermögen kaum noch besitzt. Die Reduktion des Oxyhämoglobins dauerte meist ebenso lange wie im reinen Blute allein. Doch wollte es scheinen, dass in manchen Fällen die Reduktion durch den gekochten Muskel nicht ganz so lange dauerte wie im Blute, was bei der Länge der Versuchsdauer nicht immer bestimmt festzustellen war. Bei andern Organen werden wir auf diese Frage nochmals zurückkommen.

Um noch genauer zu konstatiren, in wie weit die Zerkleinerung des Gewebes von Einfluss auf die Dauer des Vorganges ist, wurde in einigen Fällen der zerschnittene Muskel mit Glaspulver verrieben und diese Masse mit der auf gewöhnliche Art fein zerschnittenen Muskelsubstanz verglichen. Es ergab sich, wie folgendes Beispiel zeigt, mehrere Male sehr deutlich, dass die Reduktionszeit der zerriebenen Muskelsubstanz sogar etwas grösser war als die der zerschnittenen.

Muskel

	Zerschnitten	Zerrieben	
Zeit	11'	13'	2 Ccm. Lösung. 3 Procent.

Ich glaube dieses Resultat daraus erklären zu können, dass der vollständig zerriebene Muskel eben bei weitem mehr abgestorben ist als der zerschnittene, und sich im Verhalten dem starren Muskel nähert. Es ergiebt sich aber auch zugleich hieraus wiederum, dass die zufälligen Verschiedenheiten in der Zerkleinerung der Gewebe keinen grossen Einfluss ausüben können, und dass es nicht rathsam ist, eine vollkommene Zerreibung derselben vorzunehmen. Es war ferner noch nöthig, festzustellen, in welcher Weise die Reduktionszeit von der Menge der angewendeten Substanz abhängig ist. Wenn die Reduktion durch das noch lebende Protoplasma oder durch gewisse reducirende Substanzen bewirkt wird, so ist es einleuchtend, dass die Schnelligkeit der Reduktion mit der Menge Substanz cet. par. sich in gleichem Sinne ändern wird. Dies ist auch in der That der Fall, doch ist keineswegs zu erwarten, dass etwa die Reduktionszeit der Menge der Substanzen umgekehrt proportional sei, vielmehr muss sie langsamer abnehmen, als diese zunimmt. Folgendes Beispiel ist überzeugend:

Gastrocn.

	1 gr.	0,5 gr.	
Zeit	15'	25'	3 Ccm. Lösung. 3 Procent.

Es schien nun gerathen, andre Organe in jedem Versuche mit dem quergestreiften Muskel zu vergleichen, letzteren gleichsam als Maassstab für die Stärke der O-Zehrung zu benutzen. Die Versuche erstreckten sich beim Frosch auf folgende Organe.

2. Glatte Muskulatur.

Die Muscularis des Magens ist beim Frosch das geeignetste Objekt, um grössere Massen glatter Muskelfasern zu untersuchen. Die Schleimhaut lässt sich am besten abpräpariren, wenn man den Magen umstülpt und über einen horizontal befestigten Glasstab schiebt. Es lässt sich von einem Frosche etwa $^1/_2$ — 1 gr. Substanz gewinnen. In einigen Versuchen erhielt ich folgende Resultate:

	Gastrocn.	Magenmuskulatur	Bemerkungen
Zeit	21′	> 1 St. 42′	$^1/_2$ gr. 1 Ccm. Lösung.
	17′	31′	2 Ccm. Lös. 3 Proc., 0,8 gr.

In allen Versuchen dauerte die Reduktion durch die glatte Muskulatur deutlich länger als durch die quergestreifte. Es bestätigt sich hierin, was wir aus anderweitigen Unterschieden beider Muskelarten schliessen, dass entsprechend ihrer Aktion auch der Stoffwechsel der glatten Faser ein trägerer ist als der der quergestreiften. In einigen Versuchen waren die Unterschiede in der Reduktionszeit nicht so gross wie in den obigen. Es fiel mir dabei auf, dass bei diesen Thieren, die frisch gefangen waren, der Magen angefüllt war. Es hatte also den Anschein, als ob die erhöhte Thätigkeit des Organes auch von einer stärkern Reduktionsfähigkeit seiner Gewebe begleitet war.

Man könnte im allgemeinen gegen die Methode einwenden, dass das Gewebe der Muscularis derber und fester sei, und sich nicht so leicht in Bündel und Fasern zertheile als das des Skelettmuskels. Es wurde aber in den Versuchen die Muscularis möglichst fein zerschnitten; ausserdem bietet sie als platte Haut schon an sich der Flüssigkeit viel Oberfläche dar. So grosse Unterschiede in der Reduktionsdauer wie in obigen Fällen konnten jedenfalls durch derartige Umstände nicht herbeigeführt werden.

3. Drüsengewebe.

Um auch Drüsengewebe zu untersuchen, wurde in einigen Fällen die abpräparirte Magenschleimhaut benutzt. Sie zeigte meist eine viel längere Reduktions-

zeit als der Skelettmuskel und auch eine merklich längere als die Muscularis des Magens. Folgendes Beispiel möge hier folgen.

	Gastrocn.	Muscularis	Magen Schleimhaut	
Zeit	17'	31'	34'	2 Ccm. Lösung, 3 Proc. 0,8 gr.

Ob in diesem Falle die saure Reaktion der Drüsen in Betracht kommt, habe ich nicht weiter untersucht.

Die Versuche wurden ferner auf die Leber des Frosches ausgedehnt. In einigen derselben war die Reduktionszeit der Leber eine grössere als die des Muskels. Doch könnte dies daher rühren, dass in der Leber ziemlich viel Blutreste zurückbleiben, welche die Menge des Oxyhämoglobins in der Flüssigkeit vermehren können. Im übrigen habe ich gefunden, dass geringe Blutreste von keinem merklichen Einfluss sind, weil die Blutkörperchen sich in der Kochsalzlösung nicht auflösen und in den Geweben haften bleiben. Bei Thieren, in welchen das Blut durch ClNa-Lösung ausgespült war, zeigte das Lebergewebe in einigen Fällen etwa dieselbe Schnelligkeit der Reduktion wie der Muskel, z. B.

	Gastrocn.	Leber	
Zeit	23'	23'	1,02 grm., 2 Ccm. Lösung. 1,8 Procent. Ausspülung des Blutes mit 0,6 Proc. ClNa-Lösung von der Aorta aus.

Hiernach besitzen die Leberzellen im frischen Zustande in manchen Fällen ein fast ebenso lebhaftes Reduktionsvermögen wie die frische Muskelsubstanz. In andern dagegen war die Reduktion eine langsamere, und dies war insbesondere auffallend bei einem starken Fettgehalt der Leber. Das gelbgefärbte Fettgewebe schwamm in solchen Fällen in dem Fläschchen oben, während sich die Leberzellen am Boden hielten.

Es kann nicht daran gedacht werden, dass etwa der in der Leber enthaltene Zucker bei der Reduktion eine Rolle spiele, da dieser an sich dem Hämoglobin den O nicht entziehen kann. Ich habe, um dies festzustelles, einen Versuch mit Traubenzucker ausgeführt. Die zuckerhaltige Blutlösung war ebenso wie die zuckerfreie nach 3—4 Stunden noch nicht reducirt. Das schnelle Reduktionsvermögen der Leber kommt also entschieden dem Protoplasma der Zellen zu.

4. Haut.

Ein gutes Untersuchungsobjekt beim Frosch ist schliesslich noch die Haut, die allerdings aus verschiedenartigem Gewebe zusammengesetzt ist. Ihre Hauptmasse ist

Bindegewebe, aber sie enthält neben anderem Gewebe ja auch noch ziemlich viel Drüsen. Ein ganz eindeutiges Resultat ist daher nicht zu erwarten. Sie besitzt eine deutlich längere Reduktionszeit als der Muskel, in einigen Fällen kam sie aber der des letzteren ziemlich nahe. Eine langsamere Reduktion ist wohl dem Bindegewebe, eine schnellere den Drüsen zuzuschreiben. Einen mittleren Werth zeigte folgender Versuch:

	Gastrocn.	Haut	
Zeit	10′	15′	2 Ccm. Lösung. 3,2 Procent.

Es könnte auch sein, dass verschiedene Hautstellen sich nicht ganz gleich verhielten, worauf ich bis jetzt noch nicht geachtet habe.

Andre Organe vom Frosch habe ich nur gelegentlich untersucht. Gehirn, Niere und Hoden bieten zu wenig Material dar, um einen zuverlässigen Versuch auszuführen.

Aus einer Anzahl von Versuchen an Organen des Frosches habe ich nun folgende Tabelle zusammengestellt:

Versuchsreihe I, Frosch.

Tabelle I.

Nr.	Lebender Muskel.	Wärmestarrer Muskel.	Muskel v. 100° C.	Leber.	Haut.	Magenmuscul.	Magenschleimhaut.	Darm.	Bemerkungen.
1.	12′ Semim. u. Gracilis.	36′	—	23′	22′	—	—	—	
2.	10′ Gastrocn.	—	—	—	—	—	—	—	2—1,8 Ccm. Blut in 100 Ccm. Lösung. 1 Ccm. Lösung.
3.	10′ Triceps	> 40′	—	—	—	—	—	—	2 „ „
4.	27′ Sem. Grac.	—	—	—	—	—	—	—	„ „ „
5.	6′ Gastrocn.	—	1 St. 21′	—	—	—	—	—	„ „ „
6.	20′ „	—	> 5 St.	—	—	—	—	—	3 „ „ (2 %)
7.	21,5′ „	—	—	21,5′	—	—	—	—	„ „ „ nicht entblutet.
8.	23′ „	—	—	23′	—	—	—	—	3 Ccm. Lös. (1,8 %) entbl., 1,02 grm. Substanz.

Nr.	Lebender Muskel.	Wärme-starrer Muskel.	Muskel v. 100° C.	Leber.	Haut.	Magen-muscul.	Magen-schleim-haut.	Darm.	Bemerkungen
9.	12′ Gastrocn.	1 St. 53′	—	—	—	—	—	—	3 Ccm. Lös. (1,8 %)
10.	—	1 St. 32′ Gracilis	4 St. 57′ Gracilis	—	—	—	—	—	2 „ „ „
11.	10′ „	—	—	—	15′	—	—	—	„ „ „ (3,2 %)
12.	9′ „	—	—	—	—	25′		—	„ „ „ „
13.	8′ „	—	—	—	9′	—	—	—	„ „ „ (4 %)
15.	9′ „	—	—	—	—	10′	15′	—	„ „ „ (2,4 %), (Magen gefüllt), 1,7 grm. Substanz.
16.	7′ „	—	—	—	—	—	—	15′	2 Ccm. Lösung.
17.	17′ „	—	—	—	—	31′	34′	—	2 Ccm. Lösung (3 %) 0,8 grm.
18.	12,5′ „	—	—	—	—	15′	20′	—	2 Ccm. Lösung (3 %) 0,95 grm.
19 a.	14′ „	—	—	30′ hellgelb	—	—	—	—	2 Ccm. Lösung (3 %) 1 grm.
19 b.	11,5′ „	—	—	fettreich	31,5′	—	—	—	Nicht entblutet.
20 a.	12′ „	—	—	8′	—	—	—	—	2 Ccm. Lös. (2,8 %) 1 grm. entblutet.
20 b.	11,5′ „	—	—	—	24,5′	—	—	—	„ „ „
21 a.	15′ „	—	—	21′ braungb.	—	—	—	—	2 Ccm. Lösung (2 %) 1 grm. entblutet.
21 b.	12,5′ „	—	—	—	22,5′	—	—	—	

In dieser Tabelle finden wir verschiedenartige Werthe sowohl für den lebenden Muskel, als auch für die andern Organe vor. Dies rührt von der Menge der angewendeten Substanz, der Menge, Concentration und dem O-Gehalt der Blutlösung, ferner von den Zuständen der Organe und wohl auch von der Temperatur ab. Um daher die erhaltenen Werthe mit einander vergleichen zu können, ist es nothwendig, sie auf eine bestimmte Einheit zu reduciren. Dies geschieht am besten, wenn wir in einem jeden Versuche die Reduktionszeit des frischen Muskels gleich 1 setzen. Die folgende Tabelle II enthält die entsprechenden Werthe der geprüften Organe in dieser Weise berechnet:

Tabelle II.

Nr.	Lebender Muskel.	Wärme-starrer Muskel.	Muskel v. 100°C.	Leber.	Haut.	Magen-muscul.	Magen-schleim-haut.	Darm.	Bemerkungen.
1.	1	3	—	(1,92)	1,83	—	—	—	
2.	„	—	—	—	—	—	—	—	
3.	„	> 4	—	—	—	—	—	—	
4.	„	> 1	—	—	—	—	—	—	
5.	„	—	13,5	—	—	—	—	—	
6.	„	—	> 15	—	—	—	—	—	
7.	„	—	—	1	—	—	—	—	
8.	„	—	—	1	—	—	—	—	Entblutet.
9.	„	9,42	—	—	—	—	—	—	
10.	„	7,66	24,7	—	—	—	—	—	
11.	„	—	—	—	1,5	—	—	—	
12.	„	—	—	—	—	2,77		—	
13.	„	—	—	—	1,13	—	—	—	
14.	„	—	—	—	—	—	—	—	
15.	„	—	—	—	—	1,11	1,66	—	
16.	„	—	—	—	—	—	—	2,14	
17.	„	—	—	—	—	1,82	2,0	—	
18.	„	—	—	—	—	1,2	1,6	—	
19.	„	—	—	(2,14)	2,7	—	—	—	Nicht entbl., Leber fettreich, hellgelb.
20.	„	—	—	1,5	2,1	—	—	—	Entbl., Leb. graugelb.
21.	„	—	—	1,4	1,8	—	—	—	Entbl., Leb. braunglb.
Zeiten	1	6,02	17,7	1,22	1,85	1,38	1,75	—	
Gschwdgkt.	100	16,2	5,64	81,97	54,05	72,4	57	—	

Wenn man aus den erhaltenen Werthen die Mittelzahlen nimmt, so erhält man die „Reduktionszeiten“ oder die „Zeiten der O-Zehrung“ für die untersuchten Gewebe. Man kann hieraus ferner die „Geschwindigkeiten der O-Zehrung“ berechnen, indem man diese umgekehrt proportional den Zeiten setzt und dieselbe für den Muskel z. B. gleich 100 annimmt.

Die letzte Reihe der Tabelle, welche diese Geschwindigkeiten wiedergiebt, zeigt folgende Stufenleiter der verschiedenen Organe von der schnelleren zur langsameren O-Zehrung.

Lebende Organe.

Quergestreifter Muskel 100
Leber 81,97
Glatter Muskel 72,4

Magenschleimhaut	57,05
Aeussere Haut	54,05
Todte Organe.	
Wärmestarrer Muskel	16,2
Muskel von 100° C	5,64.

Da der wärmestarre Muskel, wenn auch sehr langsam, aber immer noch schneller reducirt als der durch Siedehöhe ganz abgetödtete, so muss man seiner Substanz noch ein besonderes Reduktionsvermögen zuschreiben.

B. Versuche an warmblütigen Thieren.

Nach den an den Organen des Frosches gemachten Erfahrungen lag in hohem Grade Veranlassung vor, auch die Organe der Warmblüter in derselben Weise zu prüfen. Allerdings wissen wir, dass diese nach Unterbrechung der Blutzufuhr noch viel schneller dem Absterbevorgang unterliegen als die des Kaltblüters, aber doch durfte man erwarten, an den frischen Geweben noch kräftiges Reduktionsvermögen vorzufinden. Es war jedenfalls von Interesse, das Verhalten mit dem des Kaltblüters zu vergleichen, und ausserdem noch eine Reihe von Organen in das Bereich der Untersuchungen einzuschliessen, die sich beim Warmblüter in grösserer Masse darbieten als beim Kaltblüter. Die gewonnenen Resultate haben in mancher Beziehung den Erwartungen entsprochen, aber auch Unerwartetes ergeben.

Die Organe der Thiere kamen in vielen Fällen unmittelbar nach der Verblutung so schnell als möglich zur Untersuchung. Doch vergeht immerhin einige Zeit, bis alle Vorbereitungen beendet sind. Nach der Verblutung muss das Blut defibrinirt werden, es muss die Blutlösung mit der schon vorher abgewogenen Menge von 0,6 grm. Cl Na hergestellt, filtrirt und in die Pipette eingefüllt werden. Dann kommt die Herausnahme des Organes, Abwägung eines Stückes und Zerkleinerung desselben in der früher beschriebenen Weise. Immerhin vergehen auch bei ausreichender Hilfe 10—15 Minuten bis zum Verschluss der Fläschchen.

Es wurden aber auch die Organe öfter zu verschiedenen Zeiten nach dem Tode untersucht. In solchen Fällen wurde das vorher entnommene Blut desselben

Thieres benutzt oder auch das Blut eines andern später getödteten Thieres. Zur Untersuchung blutreicher Organe, wie der Leber, wurde auch einige Male eine Ausspülung der Gefässe mit 0,6 procent. Cl Na - Lösung vorgenommen. In solchem Falle musste freilich der Absterbeprocess der Organe schon beträchtlich weiter vorgeschritten sein.

Die Versuche erstreckten sich auf Kaninchen, Hund und Taube. Es war natürlich nicht immer möglich, an einem Thiere viele Organe zu benutzen, da jede Beobachtung gewisse Zeit in Anspruch nahm, ebensowenig konnten alle verwendeten Organe in gleich frischem Zustande entnommen werden. Dieser Umstand ist in den Versuchsprotokollen aus der Reihenfolge der Beobachtungen ersichtlich. Eine bessere Ausnutzung des Materials wäre nur möglich, wenn mehrere Beobachter zugleich an einem Versuche theilnehmen würden.

1. Quergestreifte Muskeln.

Der Skelettmuskel diente wiederum als dasjenige Organ, von welchem die Versuche ihren Ausgang nahmen. Es wurden meistens der M. Gastrocn. oder andre Muskeln der untern Extremität hierzu gewählt. Folgende Versuche geben einen Vergleich des frischen Muskels mit dem gebrühten, und mit dem abgestorbenen und starren Muskel.

	Muskel			
	frisch	100° C.	Blut	Bemerkungen
Zeit	11,5′	> 5 St.	> 5 St.	Hund, 1 grm. 2 Ccm. Lösung. (3 Proc.)

	Muskel		
	frisch	tot n. 24 St.	Bemerkungen.
Zeit	17′	21′	Kaninchen, 1 grm. 1 Ccm. Lös. (2 Proc.)
		tot n. 48 St.	
„	11′	47,5′	ebenso.

So sehen wir also, dass das frische Muskelgewebe recht schnell reducirt, der durch 100° vollkommen abgetödtete Muskel gar nicht mehr oder nur sehr unmerklich, dass aber auch dem zeitstarren Muskel noch ein schwächeres Reduktionsvermögen zukommt, das mit der Dauer nach dem Tode immer geringer wird. Bei längerer Dauer könnte aber auch die Fäulniss das Resultat beeinträchtigen. Ferner lässt sich aus einigen Versuchen entnehmen, dass das Reduktionsvermögen des Muskels ziemlich schnell nach dem Tode sinkt. Von demselben Thiere wurden in Zwischen-

räumen von etwa einer halben Stunde Proben entnommen und geprüft. So fanden sich z. B. hintereinander folgende Werthe:

	Muskel				
	1.	2.	3.	4.	
Zeit	17,5′	25′	27′	41′	1 grm. 2 Ccm. Lösung (2 Proc.) Hund.

Da nun in solchem Falle dieselbe Blutlösung genommen würde, so sollte man meinen, dass in der späteren Probe derselben der O sich verringert habe oder lockerer gebunden sei. Nichtsdestoweniger wachsen die Reduktionszeiten in sehr beträchtlichem Grade. Man wird in der Tabelle S. 236 mehrere solche Beispiele vorfinden.

Es wäre nun wohl am Platze, über die Art des Vorganges eine Betrachtung einzuschieben, nachdem wir das am Froschmuskel gefundene auch am Säugethiermuskel bestätigt haben. Die O-Aufnahme aus dem Blute in die Gewebe des lebenden Körpers ist nicht unmittelbar als Oxydationsprocess anzusehen, sondern es geht diesem offenbar eine Aufspeicherung des O im lebenden Protoplasma durch Assimilirung voran, d. h. eine Bindung mehr oder weniger lockerer Art. Der zweite Akt erst ist die mit Spaltung einhergehende Oxydation, welche festere O-Verbindungen liefert. Ausserdem aber können sich im lebenden und absterbenden Gewebe oxydable Substanzen bilden, welche ausserhalb des Protoplasmas O an sich reissen, was ja durch die Versuche von Al. Schmidt über die Ansammlung oxydabler Substanzen im Blute bei Erstickung und Tetanus nachgewiesen ist. Setzen wir nun diese beiden Vorgänge voraus, so dürfen wir annehmen, dass in dem ganz frischen Gewebe noch die Eigenschaft der Assimilirung des O in gewissem Grade fortbesteht, welche eine schnelle Reduktion des Oxyhämoglobins zur Folge hat. Die Spaltung und Oxydation wird daher bis zum völligen Absterben noch in gewisser Stärke fortdauern. In dem zeit- und wärmestarren Muskel dagegen findet nun zwar die Assimilirung des O nicht mehr statt, aber es haben sich unter O-Mangel oxydable Substanzen gebildet von mehr oder weniger labiler Zusammensetzung, welche analog dem lebenden Protoplasma O an sich ziehen. Daher finden wir in diesem Muskel noch ein schwaches Reduktionsvermögen vor. Dasselbe wird aber immer geringer, je länger die Zeitstarre dauert, oder je höher die einwirkende Temperatur gewesen. Endlich bei einer Temperatur von 100° C. verschwindet jedes Reduktionsvermögen im Muskel fast gänzlich. Wir werden daraus folgern, dass die oxydablen Substanzen des Muskels durch höhere Temperatur in immer festere Verbindungen verwandelt werden, also ihre Reduktionsfähigkeit allmählig verlieren.

Ich möchte aber noch besonders betonen, dass in chemischer Hinsicht eine scharfe Grenze zwischen der Reduktion im lebenden Gewebe und im mehr oder weniger abgestorbenen vielleicht gar nicht zu ziehen ist. Wir beurtheilen den Eintritt des Todes in einem Organ nur nach dem Verschwinden äusserer Effekte, insbesondere der Contraktions- und Leitungsvorgänge und ähnlicher Processe. Der Uebergang aus dem lebenden in den todten Zustand in dem chemischen Molekül des Protoplasma scheint aber in Wirklichkeit mehr oder weniger ein allmähliger und continuirlicher sein. Wir können uns daher denken, dass das Molekül beim Absterben nach und nach in Spaltungsprodukte zerfällt, welche ihm in ihren chemischen Eigenschaften immer unähnlicher werden, in der ersten Periode des Zerfalls ihnen aber noch sehr ähnlich sind.

2. Glatte Muskulatur.

Einige Versuche an der Muscularis des Magens bestätigten im Ganzen das Resultat, welches wir beim Frosch erhalten hatten. Besonders geeignet hierzu ist der Muskelmagen der Vögel.

	Gastrocn.	Magenmuskel	
Zeit	29′	59′	Kaninchen, 2 Ccm. Lösung (3 Proc.).
	Brustmuskel	Magenmuskel	
Zeit	11,5′	25,5′	Taube, 1 grm. 2 Ccm. Lösung (2 Proc.).

Die absolute Verschiedenseit des Kaninchen- und Taubenmuskels ist in diesem Falle nicht maassgebend, weil nicht dasselbe Blut in beiden Versuchen angewendet war. Auch kommen absolute Unterschiede bei derselben Thiergattung vor. Dagegen ist die O-Zehrung in der glatten Muskulatur beide Male noch einmal so langsam als in der quergestreiften.

3. Drüsen.

An den grösseren Thieren boten sich eine Anzahl von Drüsen sehr bequem zur Untersuchung dar. Es wurden Magenschleimhaut, Leber, Submaxillaris, Pankreas und Niere hierzu ausgewählt.

a) Magenschleimhaut.

	Skelettmuskel	Magenschleimhaut	
Zeit	29′	54′	Kaninchen, 2 Ccm. Lösung (3 Proc.).

Die Magenschleimhaut reducirte also in diesem Falle etwa nur halb so stark als der Skelettmuskel.

b) Leber.

Da die Leber sehr blutreich beim Warmblüter ist, so wurde meistens eine Ausspritzung der Gefässe mit 0,6 Procent Cl Na - Lösung vorausgeschickt.

Ich erhielt z. B.:

	Muskel	Leber	
Zeit	32′	27′	Kaninchen, 1 grm. Entblutung, 2 Ccm. Lösung (2 Proc.).
„	23′	30′	„ Entblutung 1 grm., 2 Ccm. Lösung (2 Proc.).
„	27′	26′	„ 1 grm. ohne Entblutung.

Man sieht hieraus, dass das Reduktionsvermögen der Leber beim Warmblüter in geringen Grenzen einmal grösser einmal kleiner erscheint als das des Muskels, dass dasselbe also bei beiden Organen ungefähr ein gleiches ist, übereinstimmend mit dem am Frosch erhaltenen Resultat. Das Unterlassen der Ausspritzung verursachte trotz der Blutreste in der Leber keinen sehr grossen Fehler in der Bestimmung der Reduktionszeit. Siedehitze hebt das Reduktionsvermögen der Leber fast vollständig auf.

c) Speicheldrüse und Pankreas.

Ganz anders verhielt sich die Speicheldrüse (Gl. submaxillar). Beim Kaninchen sowohl wie beim Hunde zeigte sie eine verhältnissmässig sehr langsame Reduktion.

	Muskel	Gl. submax.	
Zeit	17,5′	66,5′	Kaninchen, 0,66 grm. 1,3 Ccm. Lösung (2 Procent).
„	19′	57′	„ 0,65 „ 2 „ „ (2 „).
„	27′	83′	Hund, 1 grm. 2 Ccm. Lösung (2 Procent).

Die geringe O-Zehrung der Speicheldrüse lässt sich wohl befriedigend erklären aus dem grossen Reichthum an Mucinzellen und dem geringen Gehalt an Eiweisszellen. Dagegen reagirt das Pankreas als ein an protoplasmatischen Zellen reiches Organ sehr viel schneller gegen die Blutlösung, fast ebenso schnell wie der Muskel.

	Muskel	Pankreas	
Zeit	25′	28′	Hund, 1 grm. 2 Ccm. Lösung (2 Procent).

d) Niere.

An die Untersuchung der Niere ging ich mit keiner besonderen Erwartung, da man ihr als einem wesentlich excretorischen Organe keinen sehr lebhaften specifischen Stoffwechsel zutrauen sollte. Zu meiner Ueberraschung nahm ich indess wahr, dass

ihre Reduktion meist eine schnellere ist als die des Muskels. Das ist ganz besonders auffallend, wenn man ausschliesslich die Nierenrinde zum Versuch anwendet. Z. B.:

	Muskel	Nierenrinde	
Zeit	17,5'	13'	Kaninchen, 1 grm. 2 Ccm. Lösung (2 Proc.).
„	11'	9'	„ „ „ „ „
„	17,5'	15,5'	Hund, 1 grm. 2 Ccm. Lösung (2 Proc.).

Hingegen zeigt die Marksubstanz eine deutlich langsamere Reduktion als die Rindensubstanz. Z. B.:

	Nierenrinde	Nierenmark	
Zeit	22'	27'	Kaninchen, mit ClNa-Lösung entblutet.

Dieser Umstand ist erklärlich, wenn man bedenkt, dass in der Marksubstanz sehr viel mehr Bindegewebe enthalten ist, als in der Rinde. Das sekretorische Gewebe, die Epithelien der Harnkanälchen, ist es also vornehmlich, dem das starke Reduktionsvermögen zukommt.

Sehr merkwürdig erschien es mir nun, dass die Niere selbst 24 Stunden nach dem Tode von ihrer Fähigkeit, zu reduciren, Nichts eingebüsst hatte. Selbst 48 Stunden nach dem Tode hatte die Reduktionszeit nur um ein Drittel zugenommen, und war beinahe so gross wie die des frischen Muskels, während der Muskel in dieser Zeit ausserordentlich viel von dieser Eigenschaft verloren hatte.

	Nierenrinde			Muskel		
	frisch	n. 24 St.	n. 48 St.	frisch	n. 48 St.	
Zeit	12,5'	11,5'	—	—	—	Kaninchen, 1 grm. 2 Ccm. Lös.
„	9'	—	12'	11'	47,5'	(2 Procent).

Man wird sich diese Thatsache, dass das Nierengewebe sein Reduktionsvermögen nur sehr langsam nach dem Tode aufgiebt, entweder daraus erklären, dass das Protoplasma der Nierenzelle nur sehr allmählig abstirbt, oder daraus, dass neben dem lebenden Protoplasma in der Zelle grössere Mengen besonderer reducirender Substanzen vorhanden sind. Durch Siedehitze verliert aber das Gewebe seine reducirende Wirkung fast vollständig, also thun dies auch die etwaigen reducirenden Substanzen.

	Niere frisch	100° C.	
Zeit	11,5'	3 St. 51'	Kaninchen, 1 grm. 2 Ccm. Lösung (2 Procent).

Es sind daher reducirende Substanzen, welche durch höhere Temperatur nicht zerstört würden, in der Niere nicht nachweisbar. Die starke O-Verzehrung in der

Nierenzelle weist darauf hin, dass die excretorische Thätigkeit derselben von einem eigenen lebhaften Stoffwechsel begleitet sein dürfte. Wir wissen freilich hierüber durch direkte Versuche an der Niere des lebenden Thieres nichts sicheres. Nur aus den Versuchen von Al. Schmidt über künstliche Durchblutung der Niere, wissen wir, dass auch das Blut schnell venös wird, und dass sich darin oxydable Substanz ansammeln.

4. Gehirn.

Mit ganz besonderem Interesse ging ich an die Untersuchung der Gehirnsubstanz. An einem schon vorher benutzten Kaninchen erhielt ich 3—4 Stunden nach dem Tode eine allerdings 3mal längere Reduktionszeit des Gehirns als vom Muskel, bei einem Hunde eine halbe Stunde nach dem Tode gelegentlich eine dem Muskel etwa gleiche Reduktionszeit. Als ich aber bei einem jungen Hunde möglichst schnell nach der Entblutung die Vermischung der Gehirnsubstanz mit der Blutlösung vornahm, sah ich eine fast augenblickliche Entfärbung der Lösung eintreten. In der gelben Flüssigkeit waren keine Absorptionsstreifen spektroskopisch erkennbar, und auch bei Berührung mit Luft kehrten die O-Streifen nicht wieder. Diese Beobachtung ist mir leider nicht wieder gelungen, so schnell ich auch nach der Entblutung die Operation vornahm. Auch wenn ich den Schädel vor der Tödtung eröffnet hatte, um damit keine Zeit zu verlieren, wollte es nicht gelingen. Diese Methode hatte sogar den Nachtheil, dass es schwer war, die Hirnmasse ganz vom Blute frei zu halten. Ich muss es daher ganz dahingestellt sein lassen, ob wir es hier wirklich mit einer eigenthümlichen Reaktion der Gehirnsubstanz zu thun haben, die darin bestehen könnte, dass auch das Hämoglobin als solches in ihr einer Assimilirung unterliegt, oder ob diese einmalige Beobachtung durch einen zufälligen Umstand herbeigeführt war. Vielleicht glückt es Andern, hierüber zu entscheiden. Als in dem eben beschriebenen Versuche eine zweite Portion nach etwa 5—10 Minuten geprüft wurde, erhielt ich nur eine Reduktion gewöhnlicher Art nach 25 Minuten.

In allen Versuchen wurde möglichst reine Rindensubstanz gewählt, in der Voraussetzung, dass vorzüglich der grauen Substanz besondere Eigenthümlichkeiten zukommen möchten. Der Vergleich des frischen Gehirns mit dem frischen Muskel ergab in günstigen Fällen etwa gleiche Grössen für die Reduktionszeit. Oft aber war dieselbe eine merklich längere, und das ist wohl dahin zu verstehen, dass das Absterben im Gehirngewebe mit sehr viel grösserer Schnelligkeit erfolgt als im Muskel. Nichtsdestoweniger bleibt auch nach längerer Zeit ein kräftiges Reduktionsvermögen der Hirnsubstanz zurück. Eine ganz besonders bemerkenswerthe Thatsache besteht

nun darin, dass selbst nach Einwirkung der Siedehitze die Hirnsubstanz ein mässig starkes Reduktionsvermögen zurückbehält, was bei keinem andern Organe der Fall ist, und dass eine Erwärmung auf 45—50° C. das Reduktionsvermögen nur in geringem Grade herabsetzt. Folgende Versuche überzeugen hiervon:

	Muskel	Gehirnrinde frisch	Gehirnrinde 100° C.	Gehirnrinde 45—50° C.	
Zeit	—	0 Entfärbung	20'	—	Hund, 1 grm. 2 Ccm. Lösung (3 Procent).
"	6'	6'	63,5'	—	" " 1 " " "
"	23'	34'	—	—	Kaninchen, 1 grm. 2 Ccm. Lös. (2 Procent).
"	—	17,5'	45'	19'	Hund, 1 grm. 2 Ccm. Lös. (2 Proc.), Blut > 12 St.
"	12,5'	15'	42'	—	Kaninchen, ebenso.
"	14'	14'	—	—	Hund, 1,19 grm. 2 Ccm. Lösung (3 Procent).

Es frägt sich nun, wie wir diese dem Gehirn eigenthümlichen Erscheinungen aufzufassen haben. Es scheint mir aus ihnen hervorzugehen, dass der Gehirnsubstanz im lebenden Zustande ein ganz ausserordentlich starkes Reduktionsvermögen zukommt. Da sie aber bei der Tödtung fast momentan abstirbt, so kommen eben nur geringe Reste dieses Vermögens zur Beobachtung, die in günstigen Fällen noch denselben Werth besitzen als die des frischen Muskels. Hierbei entstehen aus der Hirnsubstanz durch Spaltung Körper, welche noch eine erhebliche Reduktionskraft besitzen, von dieser bei 45—50° C. nur wenig einbüssen und sogar eine gewisse Menge solcher Produkte, welche diese Eigenschaft auch in der Siedehitze nicht verlieren.

Es wäre daher denkbar, die letztere Art von Substanzen aus der Gehirnmasse chemisch darzustellen. Versuchshalber habe ich käufliches Lecithin (aus einer Sittel-schen Sammlung) zu einer Reaktion verwendet. Es wurde ½ grm. mit 2 Ccm. Blutlösung vermischt und wie gewöhnlich in Fläschchen behandelt. Die pulverige, sich nicht lösende Masse entfärbte zwar die Flüssigkeit nach etwa 15 Minuten, aber liess liess bei starkem Sonnenlichte an sich selbst die O-Streifen noch stundenlang gut erkennen, dann schien sich ein schwacher Methämoglobinstreifen zu bilden. Dass die Flüssigkeit sich so schnell entfärbte, frappirte mich anfangs wegen der Aehnlichkeit mit dem obigen Versuche am frischen Hirn, doch überzeugte ich mich, dass dies nichts anderes als eine Absorption des Farbstoffes durch das Pulver war, und dass

Kohlepulver auch nach kurzer Zeit in ähnlichem Grade die Flüssigkeit stark entfärbte. Ausserdem konstatirte ich, dass Eigelb, welches ja auch Lecithin haltig ist, keine Reduktion der Blutlösung hervorbringt. Es wäre somit Sache einer besonderen Untersuchung die reducirende Substanz aus dem Gehirn darzustellen.

Andere Organe und thätiger Muskel.

Gelegentlich wurden noch einige Beobechtungen an anderen Organen gemacht. Die Haut des Kaninchen zeigte gegenüber dem Muskel ein geringes Reduktionsvermögen, ebenso auch Fettgewebe aus dem Mesenterium. Dieses Ergebniss wird nicht Wunder nehmen, wenn wir bedenken, dass alle Bindegewebs- und noch mehr Fettzellen einen sehr langsamen Stoffwechsel besitzen. Auch Lymphdrüsen verhielten sich bei der Reduktion der Blutlösung sehr träge. An der Milz konnte der Versuch nicht ausgeführt werden, weil es nicht gelingen wollte, dieselbe genügend blutfrei zu erhalten. Das Auswaschen der Milz dauerte ausserordentlich lange, und nur durch Kneten konnte man aus einigen Partieen das Blut entfernen. Dabei presst man aber wahrscheinlich auch Pulpamasse mit heraus.

Einen Versuch habe ich auch an einem mit Strychnin vergifteten Kaninchen angestellt, an welchem ein N. ischiad. durchschnitten war. Der Vergleich des tetanisirten mit dem ruhenden Muskel ergab in diesem Falle, dass der tetanisirte sehr viel langsamer reducirte. Dies war mir um so auffallender, da Grützner und Gscheidlen angaben, dass der tetanisirte Muskel in ihren Versuchen in stärkerem Grade reducirte als der ruhende. Doch müssen zum Zwecke der Entscheidung eine grössere Anzahl von Versuchen hierüber angestellt werden. Mir schien das erhaltene Resultat deshalb plausibel, weil der tetanisirte Muskel schon fast starr aussah, also nach obigen Erfahrungen auch langsamer reduciren sollte als der ruhende. Man sollte doch auch meinen, dass bei der Thätigkeit mehr reducirende Substanz verbraucht werde als in der Ruhe, mithin der tetanisirte Muskel ärmer an solcher sein musste. Allerdings ist es sehr wahrscheinlich, dass der Muskel nach der Thätigkeit in stärkerem Grade O assimilirt als in der Ruhe, und dies dürfte im lebenden Körper vielleicht zu konstatiren sein. Indessen diese Differenz in der Assimilirung nach Thätigkeit und Ruhe dürfte wohl beim zerkleinerten, absterbenden Muskelgewebe nicht mehr zur Geltung kommen.

In mehreren Versuchen an Froschmuskeln, von denen die einen einem langdauernden Strychnintetanus oder auch der elektrischen Reizung unterworfen waren, habe ich einen Unterschied in der Reduktionszeit gegen die ruhenden nicht konstatiren können. Ich erkläre mir dieses Resultat daraus, dass es sich vornehmlich um eine Zehrung des O durch das noch lebende Protoplasmamolekül handelt, welche in beiden Fällen schnell vor sich geht. Der Froschmuskel erleidet aber auch nach starker Ermüdung keine so starke Alteration als der Säugethiermuskel, und lässt daher einen Unterschied in der Reduktionszeit in diesem Falle nicht erkennen. Die Reduktion durch etwa entstandene reducirende Substanzen kann hier nicht mehr zur Geltung kommen, denn diese ist eine viel langsamere als durch die lebende Substanz. Grützner und Gscheidlen prüften auch meist die wässerigen Extrakte der Muskeln, hatten es also mit den extrahirbaren reducirenden Substanzen zu thun. Versuche dieser Art an den verschiedenen Geweben habe ich noch nicht angestellt.

Vergleichung der Resultate.

Um eine Uebersicht über die Ergebnisse zu gewinnen, lasse ich die Versuche zunächst der Reihe nach folgen. Es lassen sich hieraus schon einige Vergleichungen entnehmen, und es stellen sich auch noch manche neue Erscheinungen dabei heraus. In vielen Versuchen folgen mehrere Beobachtungen der Zeit nach hinter einander, was daselbst durch a, b, c u. s. w. angegeben ist. Wir können hieraus mehrere Male ersehen, welchen Einfluss die Zeit nach dem Tode auf das Reduktionsvermögen ausübt.

Versuchsreihe II. Versuche am Kaninchen, Hund und Taube.

Tabelle I.

Nr.	Muskel.	Rückenmark.	Magenmuskel.	Magenschleimhaut.	Gehirnrinde.	Gehirnrinde. 45—50° C.	Gehirnrinde. 100° C.	Blut.	Bemerkungen.
1.	75′	75′	—	—	—	—	—	>	Kaninchen, 1 grm., 5 % 2 Ccm. Lös. 5 Std. nach dem Tode.
2 a.	29′	—	59′	54′	—	—	—	—	Kaninchen, frisch. 3 % 2 Ccm. Lösung.

Nr.	Muskel.	Rücken-mark.	Magen-muskel.		Magen-schleim-haut.	Gehirn-rinde.	Gehirn-rinde. 45—50° C.	Gehirn-rinde. 100° C.	Blut.	Bemerkungen.
2 b.	9′	—	—		—	27′	—	—	—	Dasselbe Kaninchen. 3—4 St. n. d. Td. 1 grm.
3 a.	14′	—	—		—	14′	—	—	—	Hund, $^1/_2$ Std. n. d. Tode. 1,19 grm. 2 Ccm. Lös. 3 %.
b.	—	—	—		—	16′	16′	—	> 6 St.	1 — 1 $^1/_2$ Std. n. d. Tode.
c.	—	—	—		—	19′	—	14′ (fein zertheilt.)	—	1 $^1/_2$ Std. nach d. Tode.
		Muskel. 100° C.								
4.	11,5′	> 5 St.	—		—	—	—	—	> 5 St.	Hund, 1 grm., 2 Ccm. Lösung 3 %.
5 a.	—	—	—		—	0′ Entfärb.?	—	20′	—	Hund, 1 grm. 2 Ccm. Lös. 3 %.
b.	—	—	—		—	25′	—	—	—	Nach 5—10′.
			Haut.	Niere.	Leber.					
6 a.	—	—	—	—	—	17′	—	—	—	a. b. Kaninchen, Gehirn am leb. Thier blossgelegt. Masse zu blutig. 1—2 grm., 2 Ccm. Lös. 3 %.
b.						13′				
c.						> 4 St				c. Kleines Stückchen.
						20′				
d.	32′	—	—	—	27′	—	—	—	—	Nach 2 — 3 Std., 1 grm. Thier durch ClNa (0,6) entblutet, 2 Ccm. Lös.
7.	—	—	—	—	—	18′	—	—	—	Kaninchen, 1 grm., 2 Ccm. Lösung 2 %.
8 a.	—	—	—	—	—	9,5	—	—	—	Hund, 1 grm. 2 Ccm. Lös., 3 %.
b.	6′	—	—	—	—	6′	—	63,5′	—	1 Ccm Lösung.
9 a.	23′	—	77′	—	—	34′	—	—	—	Kaninchen, 1 grm. 2 Ccm. Lösung, 2 %.
b.	—	—	—	—	30′	—	—	—	—	Entblutet.
10 a.	62′	—	—	—	—	62′	—	—	—	Hund, 24 Std. nach dem Tode. 1 grm., 2 Ccm. Lösung.
b.	> 3$^1/_2$ St.	—	—	—	—	> 3$^1/_2$ St.	—	—	—	2 Ccm. Methämoglobin.
					Fett.					
11.	—	—	—	—	—	17,5	19′	45′	> 12 St.	Hund, eb. getödtet. 1 grm., 2 Ccm. Lös. 2 %.
12 a.	12,5′	189′	—	—	—	15′	—	42′	—	Kaninchen, eben getödt. 1 grm., 2 Ccm. Lös. 2 %.
b.	17,5′	—	—	13,5′	—	—	—	—	—	
c.	33′	—	—	—	60′	—	—	—	> 7 St.	

Nr.	Muskel.	Nierenrinde.	Gland. submax.	Leber.				Bemerkungen.
13 a.	11′	9′	—	—				Kaninchen, eben getödtet. 1 grm. 2 Ccm. Lösung.
b.	17,5′	—	66,5′	—				0,66 grm. 1,3 Ccm. Lösung.
c.	27′	—	—	26′				1 grm. 2 Ccm. Lösung.
				Muskel. 100° C.	Niere. 100° C.	Leber. 100° C.	Blut.	
14 a.	13,5′	11,5′	—	—	—	—	> 5 h.	Kaninchen, eben getödtet. 1 grm. 2 Ccm. Lösung, 2 %.
b.	19′	—	57′	—	—	—	—	0,65 grm. 2 Ccm. Lösung.
c.	—	—	—	5 h.	3 h. 51′	—	—	
d.	—	—	—	> 5 h.	—	3 h. 52′	—	
			Pankreas.	Gl. subm.	Lymphdr.			
15 a.	17,5′	15,5′	—	—	—			Hund, 1 gr. 2 Ccm. Lösung, 2 %.
b.	25′	—	23′	—	—			
c.	27′	—	—	83′	—			
d.	41′	—	—	—	71′			3 Ccm. Lösung.
	Ruhend. Muskel.	Tetanis. Muskel.	Milchdrüse.					
16 a.	19′	48′	—					Kaninchen, recht. Ischiad durchschnitten. Strychninvergiftung. 2 Ccm. Lös. 2 %. 1 grm.
b.	14,5′	16,5′	—					
c.	57′	—	62′					
	Leber.	Nierenrinde.	Nierenmark.					
d.	25′	22′	27′					Mit ClNa 0,6 ausgespritzt. Nach 4—5 Std.
	Muskel		Nierenrinde					
	lebend.	zeitstarr.	lebend.	tot.				
17.	17′	21′	12,5′	11.5′				Kaninchen, starr. 24 Stunden tot. 2 Ccm. Lös. 2 %. 1 grm.
	lebend.	tot.						
18.	11′	47,5′	9′	12′				Kaninchen, 48 Std. tot. 2 Ccm. Lös. 2 %. 1 grm.
	Muskel.	Gehirn.	Muskelmagen.					
19 a.	9.5′	9.5′	—					Taube, 1 grm. 2 Ccm. Lösung 2 %.
b.	11,5′	—	25,5′					

Betrachten wir in dieser Tabelle zuerst die Reduktionszeiten für die quergestreiften Muskeln, so finden wir zwar unter den verschiedenen Bedingungen grosse Abweichungen vor. Fassen wir aber diejenigen Versuche zusammen, in denen die Thiere möglichst schnell nach dem Tode zur Behandlung kamen, so schwankten die

Zeiten nur innerhalb verhältnissmässig kleiner Grenzen. Dazu kommt noch, dass nicht in allen Versuchen gleiche Quantitäten Blut zur Lösung verwendet, und gleiche Mengen Lösung hinzugesetzt wurden. Ferner können Unterschiede zwischen den Thierarten in dieser Beziehung vorhanden sein.

Nehmen wir einige Beispiele am Kaninchen heraus, in denen immer 1 grm. Muskel mit 2 Ccm. einer 2 procent. (Volum) Blutlösung vermischt wurde, so erhalten wir folgende Zahlen:

Nr.	Zeit.	
12 a.	12,5′	1 grm. K. M.
13 a.	11′	
14 a.	13,5′	
15 a.	17,5′	2 Ccm. Lös. (2 Proc.)
17.	17′	
Mittel:	14,3′	

Man ersieht hieraus immerhin, dass die Zeiten nicht sehr erheblich schwanken, und dass sich unter gleichen Bedingungen ein ungefährer Mittelwerth (14,3′) angeben lässt. Für den frischen Hundemuskel erhält man die Werthe:

Nr.	Zeit.	
3 a.	14′	1 grm. H. M.
4.	11,5′	2 Lösung, (3 Proc.).

Im Allgemeinen scheint also die Reduktion beim Hunde eine schnellere zu sein als beim Kaninchen, zumal eine 3 procent. Blutlösung genommen wurde, und das Blut des ersteren sicherlich reicher an Hämoglobin ist.

Der einmalige Versuch an einer Taube ist zwar nicht maassgebend, doch deutet die kleine Reduktionszeit des frischen Muskels auf eine starke O-Zehrung hin.

Wollte man vergleichende Versuche zwischen verschiedenen Thiergattungen anstellen, so müsste man zu jeder Beobachtung dieselbe Blutart benutzen, da der Hämoglobingehalt bei diesen offenbar beträchtlich differirt.

Ist längere Zeit nach dem Tode verstrichen, so wird die Reduktion im Allgemeinen eine viel langsamere, und die Unterschiede zwischen den einzelnen Organen gleichen sich hiermit meist vollständig aus, (z. B. Versuch 1, 10). In allen diesen Fällen ist aber noch daran zu denken, dass das zurückgebliebene Reduktionsvermögen auch durch die Fäulniss, d. h. durch Entwickelung von Mikroorganismen, zum Theil bedingt sein kann.

Wie an den Muskeln, kann man auch an den andern Organen die Bemerkung machen, dass unter möglichst gleichen Bedingungen die Reduktion in gewisse Zeitgrenzen hineinfällt. Indessen scheint es mir nicht von Belang, hierfür Beispiele herauszusuchen, um für einen gegebenen Fall einen Mittelwerth zu berechnen. Dahingegen wird es von Bedeutung sein, das Reduktionsvermögen der Organe einander gegenüber zu stellen.. Zu diesem Zwecke setzen wir die Reduktionszeit des Skelettmuskels wiederum gleich Eins, und berechnen in einer jeden Beobachtung den entsprechenden Werth für die mit ihm verglichenen Organe. Es muss aber hervor-

Tabelle II zu

Nr.	Quergestreifter Muskel			Glatte Muskel (Magen)	Magenschleimhaut.	Drüsen						
						Leber		Gland. submax.	Pankreas.	Nierenrinde		
	lebend.	100°	Zeitstarr und tot.			Lebend.	100°			Lebend	100°	Tot.
2 a.	1.	—	—	-2,03	1,86	—	—	—	—	—	—	—
b.	1.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3 a.	1.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4.	1.	> 27	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6 b.	1.	—	—	—	—	0,84	—	—	—	—	—	—
8.	1.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9 a.	1.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9 b.	—	—	—	—	—	1,3	—	—	—	—	—	—
12 a.	1.	15,12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
b.	1.	—	—	—	—	—	—	—	—	0,77	—	—
c.	1.	—	—	—	—	—	—	—	-	—	—	—
13 a.	1.	—	—	—	—	—	—	—	—	0,82	—	—
b.	1.	—	—	—	—	—	—	3,8	—	—	—	—
c.	1.	—	—	—	—	0 96	—	—	—	—	—	—
14 a.	1.	23	—	—	—	—	17	—	—	0,85	17	—
b.	1.	—	—	—	—	—	—	3,0	—	—		—
15.	1.	—	—	—	—	—	—	3,07	1,12	0,89	—	—
17.	1.	—	1,23	—	—	—	—	—	—	0,74	—	0,70
18.	1.	—	4,32	—	—	—	—	—	—	0,82	—	1,09
19.	1.	—	—	2,22	—	—	—	—	—	—	—	—
Mittel	1.	> 21,7	—	2,12	1,86	1,03	17	3,29	1,12	0,82	17	—

gehoben werden, dass hierzu nur diejenigen Versuche ausgewählt werden können, in denen die Organe entweder gleich nach dem Tode oder möglichst bald darauf zur Beobachtung kamen. In einigen Fällen, in denen es angegeben ist, ist diese Zeit auch auf einige Stunden ausgedehnt.

Die nachfolgende Tabelle zeigt uns nun, in welchem Verhältniss die Reduktionszeiten einer Anzahl von Organen zu einander stehen, ebenso auch, wie sie sich in gewissen Zuständen in dieser Beziehung ändern.

Versuchsreihe II.

Fettgewebe.	Lymphdrüsen.	Gehirn			Haut.	Blut.	Zeit nach dem Tode.	Bemerkungen.
		(Lebend.) Frisch.	100° C.	Tot.				
—	—	—	—	—	—	—	0*)	Kaninchen.
—	—	—	—	3	—	—	3—4 St.	Kaninchen.
—	—	—	—	1	—	—	1/2 St.	Hund.
—	—	—	—	—	—	> 27	0	Hund.
—	—	—	—	—	—	—	2—3 St.	Kaninchen, enbtlutet.
—	—	1	10,6	—	—	—	0	Hund.
—	—	1,48	—	—	3,35	—	0	Kaninchen, entblutet.
—	—	—	—	—	—	—	—	„ „
—	—	1,2	3,36	—	—	—	0	Kaninchen.
—	—	—	—	—	—	—	—	
1,82	—	—	—	—	—	> 14	—	
—	—	—	—	—	—	—	0	Kaninchen.
—		—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—		—	
—	—	—	—	—	—	> 23	0	Kaninchen.
—	—	—	—	—	—	—	—	
—	1,73	—	—	—	—	—	0	Hund.
—	—	—	—	—	—	—	0 und 24 St.	Kaninchen.
—	-	—	—	—	—	—	0 u. 48 St.	Kaninchen.
—	—	1	—	—	—	—	—	Taube.
1,82	1,73	1,17	6,98	2	3,35	> 21	—	

*) 0 bedeutet möglichst schnell nach dem Tode.

Trotzdem in den einzelnen Versuchen die absoluten Werthe erhebliche Differenzen zeigen, so finden wir doch für jedes Organ ziemlich übereinstimmende relative Werthe vor. Es ist daher gestattet, für diejenigen Organe, von denen mehrfache Beobachtungen vorliegen, eine mittlere relative Reduktionszeit zu berechnen, so namentlich für Leber, Speicheldrüse, Niere und Gehirn. Auch für einige andere Gewebe, die nur einzeln oder in wenigen Fällen untersucht sind, ist ein muthmaasslicher Werth angeführt, der noch der Bestätigung bedarf. Doch dürfte die Abweichung vermuthlich keine grosse sein. Wenn wir hiernach eine Reihenfolge der Organe aufstellen, nach welcher die Reduktionszeiten wachsen, so lässt sich diese in folgender Weise aus den Mittelwerthen entnehmen.

	Zeit	Geschwindigkeit der O-Zehrung.
Nierenrinde	0,82	122
Quergestreifter Muskel	**1,00**	**100**
Leber	1,03	97
Pankreas	1,12	89
Gehirn	1,17	85,5 ?
Lymphdrüse	1,73	57,8
Fettgewebe	1,82	55
Magenschleimhaut	1,86	53,8
Glatte Muskel	2,12	47,2
Glandul. submaxill.	3,29	30,4
Haut	3,35	29,9.

Neben der Zeit ist ferner die „Geschwindigkeit der O-Zehrung“ angegeben, wenn wir die des quergestreiften Muskels gleich 100 setzen.

Was das Gehirn anbetrifft, so kommt demselben nach unsern obigen Beobachtungen und Ueberlegungen wahrscheinlich eine ganz andre Stellung zu als die angegebene. Es ist sogar zu vermuthen, dass ihm die erste Stelle gebührt, und dass es nur deshalb erst hinter Leber und Pankreas erscheint, weil es von allen Organen am schnellsten abstirbt. Man müsste also auch bei allen Organen den Grad des Absterbens berücksichtigen, zu der Zeit, in welcher sie zur Untersuchung kommen. Ausser dem Gehirn dürfte dieser Umstand für die andern Organe nur wenig ins Gewicht fallen, da der Verlauf des Absterbens bei ihnen wohl annähernd ein gleicher sein dürfte.

Vergleichen wir diese Resultate mit den beim Frosche beobachteten, so zeigt sich Folgendes:

	Frosch	Schnelligkeiten	Säugethier
Quergestreifter Muskel	100	. . . . . .	100
Leber	81.97	. . . . . .	97
Glatte Muskel	72.4	. . . . . .	47
Magenschleimhaut	57	. . . . . .	53,8
Haut	54	. . . . . .	29,9.

Man entnimmt hieraus, dass beim Frosch der glatte Muskel dem quergestreiften näher steht als beim Säugethier, dass die Leber des Säugethiers verhältnissmässig kräftiger reducirt als beim Frosch, dass dagegen die Haut des Frosches im Verhältniss ein stärkeres Sauerstoff-Bedürfniss zeigt als diejenige des Warmblüters. Vermuthlich steht dies damit im Zusammenhang, dass der Haut des Frosches eine viel ausgiebigere Athmungsfunktion zukommt als der des Säugethieres.

Schliesslich glückte es auch, einige Versuche mit dem Lungengewebe des Kaninchen anzustellen. Der Versuch bot besondere Schwierigkeiten dar. Es handelte sich bei diesem Organe nicht nur darum, dasselbe blutfrei, sondern auch es luftfrei zu machen. Zu diesem Ende konnte ich die von Hermann angegebene Methode, die Lunge mit CO_2 zu füllen und in Wasser zu legen, nicht verwenden, wegen der langen Dauer und schädlichen Wirkung des CO_2. Ich bediente mich daher eines Verfahrens, welches mein Assistent, Herr cand. med. Morgen, in mehreren Versuchen mit Erfolg ausgeführt hat. Es besteht darin, die Lunge in einer Flasche aufzuhängen und aus dieser die Luft mit einer Hg. Luftpumpe auszupumpen. Die Lunge bläht sich stark auf, die Luft entweicht durch die Bronchien und vermöge der Diffusion vollständig, und hat man nahezu das Vacuum hergestellt, so fällt beim Einlassen von Luft in die Flasche die Lunge zu einem dichten Gewebe zusammen. Es scheint mir dies die beste Methode, die Lunge künstlich atelektatisch zu machen.

Die Thiere wurden durch Chloroform bis zum Stillstand der Athmung betäubt, dann vom Blut entleert und alsdann wurde die Lunge von der Art. pulm. aus durch 0,6 procent. ClNa-Lösung vom Blut befreit. Die blutfreie Lunge wurde nun in der angegebenen Weise atelektatisch gemacht.

	Muskel	Lunge	
1. Zeit	14'	79'	1 grm. Substanz. 2 Ccm. Blutlös. (2 Proc.)
2.	17'	39'	Dasselbe.

Es geht aus diesen Versuchen soviel hervor, dass das Reduktionsvermögen des Lungengewebes dem des Muskels weit nachsteht. Einen Zahlenwerth aus ihnen abzuleiten ist wegen der grossen Abweichung der Werthe nicht zulässig. Da die Lunge vorzugsweise elastisches Gewebe und Bindegewebe enthält, so nimmt die Langsamkeit der Reduktion in ihr wohl nicht Wunder. Lebhafter dürften dagegen die Epithelzellen der Schleimhaut an dem Vorgange betheiligt sein, und da diese in verschiedenen Zuständen des Absterbens sich befinden mögen, so ist darauf wohl die Abweichung der Werthe zurückzuführen.

Mit wenigen Worten möchte ich zum Schluss noch die Beziehung der erhaltenen Resultate zu denen berühren, welche Ehrlich*) aus seiner interessanten Versuchsmethode gewonnen hat. Da er insbesondere die Reduktion von eingeführten Farbstoffen intra vitam in den Geweben beobachtet hat, so kam es in diesen Versuchen nicht nur auf das Reduktionsvermögen derselben an, sondern auch auf die Menge des durch das Blut zugeführten Sauerstoffs. Diese Vorgänge sind daher viel komplicirter und bei weitem nicht so eindeutig als die von mir beobachteten. Der auffallendste Widerspruch zwischen meinen Ergebnissen und den seinigen scheint unter anderen der, dass er der Lunge und dem Fettgewebe**) eine eminente Reduktionskraft zuschreibt, da sie aus dem Alizarinblau intra vitam Alizarinweiss bilden, während sie nach unseren Versuchen das Oxyhämoglobin sehr langsam reduciren.

Aus obigem Grunde glaube ich indess, dass dieser Widerspruch nur ein scheinbarer ist, weil man aus den Resultaten von Ehrlich eben nicht direkt auf die Schnelligkeit der O-Zehrung in den verschiedenen Geweben schliessen kann.

*) Das Sauerstoffbedürfniss des Organismus. Berlin 1885.

**) Seite 119.

Kritische Bemerkungen

über die Verwerthung

der Temperaturbeobachtungen in Tiefbohrlöchern

zu empirischen Formeln.

Von

Dr. Brauns.



Bekanntlich ist der Widerspruch gegen die Annahme eines noch bestehenden „feuerflüssigen Erdkerns“ oder überhaupt einer im Innern der Erde herrschenden grossen, die Schmelzpunkte der vulkanischen Laven übersteigenden Hitze schon bei weitem älter, als die Tiefbohrungen, um welche es sich bei den nachfolgenden Mittheilungen handelt. Die älteren Temperaturmessungen unter der Erdoberfläche waren weder sehr zahlreich, noch erstreckten sie sich in eine erhebliche Tiefe, und das einzige Bohrloch, bei welchem es während der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts möglich erschienen war, ein Gesetz für den Grad der Temperaturzunahme in den verschiedenen Niveaus aus den Beobachtungen abzuleiten, war das bekannte Bohrloch von Grenelle bei Paris. Gleichwohl gab es unter denen, welche die Gluthhitze des Erdinnern anzweifelten — zunächst unter den Anhängern G. Bischofs in Bonn, des Verfassers der in erster Auflage von 1851 an erschienenen „physikalischen und chemischen Geologie“ — Stimmen, welche die auf die Greneller Befunde von Arago aufgestellte Formel in ihrem Sinne verwertheten. Auch war es immerhin schon von einiger Bedeutung, dass der einzige Versuch, eine mathematische Formel für die Temperaturzunahme im Erdinnern aufzustellen, so ausgefallen war, dass eine permanente, gleichförmige Zunahme daraus nicht gefolgert werden konnte. Die Arago'sche Formel stand mit den Annahmen der Anhänger eines gluthflüssigen Erdinnern in direktem Widerspruch, und man konnte diese Annahmen nur dadurch retten, dass man die ganze Reihe von Beobachtungen für werthlos erklärte, dass man sagte, es herrsche in dem Bohrloche ein beträchtlicher Zustrom von kalter Flüssigkeit aus oberen Gesteinschichten in die Tiefe, sodass das rasch nach unten dringende Wasser nicht Zeit gefunden habe, die wahre Temperatur der tiefern Gesteinschichten anzunehmen. Man stand auch nicht an, dasselbe für andere Oertlichkeiten ohne weitere Prüfung zu behaupten. So misslich eine solche Ausrede im Grunde genannt werden darf, beruhigte man sich doch im allgemeinen dabei, und man darf daher wohl sagen, dass die Bischof'sche Schule ziemlich unabhängig von den Temperaturbeobachtungen in den

Tiefen der Erde vorging, wenn sie der damals herrschenden, sogenannten „plutonischen“ Schule entgegentrat. Es war in Folge davon sehr erklärlich, dass schon das erste derjenigen Bohrlöcher, bei denen eine überdies viel sorgfältigere und mit bedeutenden Vorsichtsmassregeln ausgeführte Reihe von Temperaturbeobachtungen bis in eine ungleich erheblichere Tiefe ausgedehnt wurde, ein grosses Aufsehen erregte, als sich bei der Verrechnung eine der Arago'schen ganz analoge Formel ergab.

Es muss betont werden, dass sowohl diese beiden, als auch alle übrigen im folgenden zu erörternden Formeln nur „empirische“ sind. Sie sind nichts als Versuche, die Beobachtungsreihen einheitlich zusammenzufassen, und lassen nur eine beschränkte Ausdehnung über die Grenzen der Beobachtung selbst zu; sie dürfen namentlich nicht über irgend einen kritischen Punkt, an welchem ein Minimum oder Maximum für die Gleichung sich herausstellt, ausgedehnt werden. Eine Vernachlässigung dieser Forderung, welche durchaus in der Natur der Sache begründet ist, hat erfahrungsmässig stets zu völlig verfehlten Schlüssen geführt.

Der allgemeine Charakter der empirischen Formeln, um welche es sich hier handelt, lässt sich durch die Zeichen

$$T = t \pm xs \pm ys^2$$

wiedergeben, in welcher Gleichung T die (in Graden einer beliebigen Skala ausgedrückte) Temperatur für eine gewisse, in irgend welchem Maasse (jetzt meist in Metern) ausgedrückte Tiefe s herrschende Temperatur, t die bei einer Tiefe von 0 Metern herrschende Anfangstemperatur bedeutet, x und y aber durch algebraische Berechnungen gefundene und durch die Methode der kleinsten Fehlerquadrate kontrolirte Coëffizienten darstellen, mit welchen zunächst s, dann s^2 zu multipliciren sind, um den durch Beobachtung gefundenen Werthen (durchschnittlich) möglichst nahe zu kommen. Diese Auffassung ist eine so einfache, dass man sich in der That wundern muss, wie gegen dieselbe (z. B. im „neuen Jahrbuche für Mineralogie“ u. s. w., 1888, I, Corr. S. 180 von Henrich) überhaupt gefehlt werden konnte. Die Beifügung des letzten Gliedes ist für alle die Fälle nothwendig, in welchen sich keine einfach mit der Tiefenzunahme proportionale Steigerung der Temperatur vorfindet, sondern die letztere entweder hinter der einfachen oder linearen Zunahme zurückbleibt oder ihr voraneilt. Eine im nämlichen Verhältnisse mit der Tiefe wachsende Wärme würde bedingen, dass das letzte Glied gleich Null wird.

Es hat sich nun für alle die Fälle, in welchen nicht ein nachweislicher Fehler in der Aufstellung der Formel vorhanden ist, stets gezeigt, dass die Rechnung für das letzte Glied einen negativen Werth ergab, dass also die Temperaturzunahme

nicht linear fortschritt, sondern mehr oder weniger, und zwar mit der Tiefenzunahme in steigendem Verhältnisse, hinter dem Maasse der linearen Zunahme zurückblieb. In Uebereinstimmung damit lautet die Formel Aragos für Grenelle — dessen totale Tiefe = 548 Meter —

$$T = 10{,}6^0 + 0{,}042 \,.\, s - 0{,}00002046\, s^2,$$

und zwar für Grade des hunderttheiligen Thermometers und für Meter. Die ungleich wichtigere Formel, welche Geheimrath Dunker-Halle für das am 9. November 1870 begonnene und bis zu 1271,1 m abgeteufte Bohrloch zu Sperenberg in der Mittelmark ermittelte, lautet auf Celsius-Grade und Meter umgerechnet:

$$T = 8{,}98 + 0{,}05136 \,.\, s - 0{,}0000158623\, s^2.$$

Wie bereits mehrfach auseinandergesetzt, ist die Litteratur grade über dies Sperenberger Bohrloch bald zu einem kaum übersehbaren Umfange angewachsen. Die Hauptursache davon war unbedingt die, dass die Mehrzahl der damaligen Geologen, unter denen sich auch der verdienstvolle Autor letztgenannter Formel selbst befand, eine unüberwindliche Abneigung dagegen empfanden, die Schlüsse gutzuheissen, zu welchen die thatsächlichen Beobachtungen führten, und sich die erdenklichste Mühe gaben, andere Formeln aufzustellen oder doch durch allerhand Schlussfolgerungen die Bedeutung der obigen abzuschwächen.

Der hauptsächlichste Fehler, welcher dabei gemacht wurde, ist nun meines Erachtens ohne alle Frage die willkürliche Abänderung des ersten Gliedes der rechten Seite der Gleichung, welche natürlich das ganze Resultat fälschen muss. Nach dem, was darüber oben gesagt ist, kann es gar keiner Frage unterworfen sein, dass man die Temperatur für eine Tiefe von 0 direkt in gar keiner anderen Weise finden kann, als durch Ermittlung der Durchschnittstemperatur der Lokalität, an welcher das Bohrloch angesetzt ist. Eine beliebige, noch so genaue Temperaturmessung an der oberen Ausmündung des Loches genügt offenbar nicht; jede Tages- und Jahresschwankung der Wärme würde sich fühlbar machen. Es bleibt daher nichts übrig, als entweder die vorhandenen Daten über die mittlere Wärme der Gegend zu benutzen, wie Dunker z. B. für Sperenberg die mittlere Temperatur Berlins und wie ich für das in ziemlicher Nähe von Halle belegene Bohrloch von Schladebach einfach die allgemein zu 9° C. angesetzte mittlere Temperatur Halle's nahm, oder man muss irgend eine nicht allzufern von der Erdoberfläche, aber doch schon von den Jahresschwankungen nicht mehr beeinträchtigte Stelle im Bohrloche wählen und aus dieser durch Rechnung die Anfangstemperatur ableiten. Natürlich muss hierbei grosse Vorsicht geübt werden, da, wie sich leicht ermitteln lässt, schon eine nicht sehr erhebliche Aenderung des konstanten

Anfangspunktes einen sehr merkbaren Einfluss auf die Grösse der zu ermittelnden Coëffizienten hat und folglich ein geringer Fehler in der Bestimmung der Konstanten im Stande ist, das ganze Resultat zu fälschen.

Diesen Verhältnissen gegenüber, deren Wichtigkeit und Unumstösslichkeit gewiss Niemand in Abrede stellen dürfte, wird das Verfahren nun geradezu unbegreiflich, welches — um die von mir aus dem dritten hier in Betracht kommenden und soeben erwähnten, 1884 begonnenen Bohrloche von Schladebach gezogenen Schlüsse zu entkräften — Henrich an angegebener Stelle im „neuen Jahrbuche" eingeschlagen hat. Von der Idee ausgehend, dass meine Voraussetzung irrig sei, nach welcher für s gleich 0 die Temperatur von 9° C. beobachtet worden (vgl. a. a. O. S. 182 und 185), variirt er die Konstante in einer wahrhaft erstaunlichen Weise, und erlangt dadurch allerdings linear — auch sogar dem linearen Verhalten voranschreitend — zunehmende Temperaturformeln. In seiner ersten Formel (S. 183) ist

$$T = 21{,}342^{0}\,\mathrm{C.} + 0{,}020575\,.\,s + 0{,}000000057457\,s^2$$

oder auch

$$T = 21{,}139 + 0{,}0207995\,s.$$

Danach würde also Halle, das doch nicht viel kälter sein kann als Schladebach, eine Temperatur etwa wie Alexandria oder Neu-Orleans besitzen; und nahezu dasselbe Resultat giebt (S. 184) seine fünfte Gleichung

$$T = 20{,}8185 + 0{,}021027\,.\,s,$$

während seine dritte Gleichung (S. 184)

$$T = 24{,}018 + 0{,}01908\,.\,s$$

uns gar mit Yucatan, den kapverdischen Inseln und Manila auf eine Wärmstufe stellt. Von der 4. und 6. Gleichung, welche beide die Konstante auf 44 resp. 103,9 Grade erhöhen, schweige ich ganz, schon weil sie zu der Ungereimtheit führen, dass der Coëffizient des zweiten Gliedes, also v, in unserer Formel negativ wird. Es ist in der That der Mühe werth, festzustellen, dass Henrich allen Ernstes der Meinung ist, auf diesem Wege die Ansichten seiner Gegner zu widerlegen, und ferner, dass er wirklich — was man ohne Nachrechnen nicht glauben sollte — die Werthe für s, ganz unbekümmert um seine Erhöhung der Konstante, von der Erdoberfläche an misst! Es darf gewiss als ein bedauerlicher Einfluss doktrinärer Standpunkte bezeichnet werden, dass das „neue Jahrbuch" einen Artikel dieses Inhalts nicht allein aufgenommen hat, sondern ihn auch noch kürzlich zu vertreten unternahm, indem es eine von mir ihm zugesandte Korrektur des Henrich'schen Irrthums zurückwies. — Erschwerend möchte dabei noch der Umstand zu nennen sein, dass Henrich bereits im Jahre 1876 in der nämlichen Zeitschrift einen ähnlichen Irrthum beging, der nicht

ungerügt blieb; nur verstieg er sich damals allerdings nicht zu so ungeheuren Ziffern, da die von ihm verlangte Erhöhung der Anfangstemperatur für Sperenberg sich etwa auf $4^1/_2{}^0$ R. belief — immer eine Wärmeerhöhung, welche Berlin mit Norditalien in eine Kategorie bringen würde.

Indem ich mir vorbehalte, auf kleinere, aber in Uebereinstimmung mit dem oben Gesagten doch nicht einflusslose Abänderungen der Anfangstemperatur zurückzukommen, welche auch bei andern, im Gegensatze zu Henrich logischer gehaltenen Rechnungen sich zeigen, wende ich mich zu einem zweiten Fehler, nämlich zu einer willkürlichen Veränderung der thatsächlich am jeweiligen Ende eines Bohrloches, also vor Ort, gefundenen Temperatur. Ich mache in dieser Beziehung darauf aufmerksam, dass ein hinsichtlich der Endresultate keineswegs mit mir im Einverständnisse befindlicher namhafter Autor auf unserem Gebiete, Herr Oberberghauptmann Huyssen, jetzt in Berlin, doch darin mit mir vollkommen einer Meinung war, dass gerade die beiden Daten, die Anfangstemperatur bei 0 Tiefe und die Temperatur vor Ort, stets das wesentlichste seien. Wird in einem Bohrloche nicht von Anfang an die Temperatur beobachtet, und lässt man die Bohrung viel weiter in die Tiefe schreiten, bevor man eine Messung vornimmt, so ist man stets in Gefahr, ein ungenaues Resultat zu erzielen. Es liegt dies auf der Hand; wird in einem Bohrloche weiter nach oben — sagen wir in der Mitte — ein noch so gut abgeschlossenes Thermometer angebracht, so wird bei ungleichem Zuströmen von Quell- und Sickerwasser auf den beiden Seiten des Thermometers — oben und unten — möglicher Weise die obere oder die untere Seite einen zu grossen Einfluss erlangen, also das Instrument nicht die wahre Gesteinstemperatur an der betreffenden Stelle zeigen. Strömt das Bohrloch unten rasch voll Wasser, ohne dass von oben ein Gleiches stattfindet — ein Fall, der sich unbedingt sehr leicht ereignen kann — so muss nothwendiger Weise durch das Emporsteigen des wärmeren Wassers von unten eine zu hohe Temperatur angezeigt werden. Umgekehrt könnte, wenn die Zufuhr kalten Wassers von oben ungewöhnlich stark wäre und die des wärmeren Wassers von unten mangelte, eine zu niedrige Temperatur resultiren; nur wird dies selten der Fall sein, und man wird meistens mit einem ungefähr richtigen oder einem erhöhten Wärmegrade zu thun haben, und zwar ohne einen festen Anhaltspunkt dafür zu besitzen, ob der eine oder der andere Fall vorliegt. In dem bei Sperenberg in Frage kommenden, vorwiegend trockenen Gesteine, nämlich Steinsalz, ist indessen der Fall, dass in Folge eines Aufsteigens von warmem Wasser unter die Hülse des Thermometers eine zu hohe Temperatur gelesen wird, mindestens weit wahrscheinlicher. Der Fehler wird in solchen Fällen um so

grösser, je höher das Thermometer über der Maximaltiefe sich befindet, und so wird es vollkommen begreiflich, wie gerade im Sperenberger Bohrloche bei den nachträglichen Temperaturbeobachtungen, welche man nach der Vollendung der Bohrung in verschiedenen Tiefen anstellte, sich gegen die ersten Beobachtungen Differenzen bis zu 3° R. zeigten. Es möchte aus obigem mit Nothwendigkeit zweierlei folgern; einmal, dass trotz des Mangels eines guten Abschlusses des Thermometers die anfänglichen Beobachtungen, doch ungleich werthvoller waren — ein Satz, der auch durch das Schladebacher Bohrloch insofern volle Bestätigung findet, als dort vor Ort die zweierlei Beobachtungen ohne und mit Abschluss uns nur Differenzen von Bruchtheilen eines Grades zeigten, höchstes von 0,4° R. oder ½° C. —; zweitens aber, dass es ganz unstatthaft genannt werden muss, wenn man die Temperaturen der grössten Tiefen, nämlich 38,5° R. oder 48,13° C. für Sperenberg bei 1286,6 m und 45,3° R. oder 56,63° C. für Schladebach bei 1716 m Tiefe, hinaufschrauben will. Es mag immerhin für die Gegner einer Gluthhitze im Erdinnern eine gewisse Genugthuung darin liegen, wenn für Sperenberg jene Erhöhung der Temperatur „vor Ort“ auf 42° R. oder 52,5° C. noch immer nicht genügt, eine gleichmässige oder lineare Temperatursteigerung zu folgern, vielmehr eine noch erklecklich höhere Steigerung zur Erzielung letzteren Ergebnisses erforderlich sein würde, allein die Zulässigkeit solcher Erhöhung darf man darum auf keinen Fall zugeben. Dies muss man um so strenger festhalten, als für Schladebach leider nur eine relativ kurze Reihe von Temperaturbeobachtungen vorliegt. Sie wurde begonnen bei 1266 m und von 30 zu 30 Metern, aber mit einigen Lücken, wiederholt, sodass ausser der Oberflächenwärme im ganzen nur 10 Beobachtungen vorliegen, welche noch dazu theilweise mit etwas grossem Abstande des Thermometers von der jeweiligen Bohrlochtiefe gemacht wurden; dies gilt besonders von den beiden ersten Wärmemessungen. Indessen ist der Abstand doch nicht so gross, dass wir darum die Messungen überhaupt zu vernachlässigen brauchten. Anders ist es jedoch mit den auch hier nachträglich veranstalteten Messungen, welche neuerdings (im „neuen Jahrbuche“ 1889, I, S. 35) von Dunker veröffentlicht sind. Obgleich hier die Verhältnisse etwas anders liegen als bei Sperenberg, und augenscheinlich keine so grossen Missverhältnisse zwischen den neuen und alten Messungen obwalten, so zeigen sie sich doch immerhin und lassen sich schon daraus erkennen, dass bei nur 6 m Tiefe sich gerade nach Anbringen des Verschlusses 8,3° R., also 10,48° C. zeigten, was um mehr als einen Grad zu hoch ist. Selbst die Formel, welche Dunker auf Grund aller ihm vorliegenden Beobachtungen aufgestellt, erreicht die Höhe der Anfangstemperatur nicht, welche sich aus der auf

dem angegebenen Wege angestellten Temperaturmessung ergab. Gleichwohl ist auch sie noch zu hoch, denn die Dunker'sche Gleichung lautet für Reaumur-Grade

$$T = 8{,}4204914 + 0{,}0224276\ (s - 36\,\text{m}),$$

bei der die für 36 m Tiefe aus der Gesammtheit der Messungen berechnete Temperatur ganz richtig mit der nämlichen Tiefe kombinirt wird, die Werthe für s also nicht, wie es bei Henrich geschieht, ohne weiteres trotz der Einführung einer erst in grösserer Tiefe möglichen konstanten Wärme von der Oberfläche an gerechnet werden; die Umrechnung dieser Gleichung auf den Anfangspunkt = 0 aber ergibt, da die Auflösung der letzten Klammer einen negativen Zusatz zur Konstante im Betrage von 0,8073936 liefert, die Gleichung

$$T = 7{,}6130978 + 0{,}0224276\ .\ s,$$

und für Celsiusgrade umgerechnet

$$T = 9{,}5164 + 0{,}0280345\ .\ s.$$

Schon wegen dieses zu hohen Betrages der Konstante ist auf diese Gleichung kein Werth zu legen, wie dies auch aus einer Vergleichung mit den letzten beiden Gleichungen von Henrich (S. 187 f.) hervorgeht, auf die ich noch unten zurückkommen werde. Die eine setzt $T = 9{,}385 + 0{,}028205\ .\ s$ und erhält eine nicht viel grössere Fehlerquadratsumme als die andere,

$$T = 8{,}9487 + 0{,}0320405\ .\ s - 0{,}0000022798\ .\ s^2,$$

sodass also eine Erhöhung der Konstante um nur 0,44 Grad schon eine wesentliche Aenderung der Gleichung ergibt. Da nun diese Erhöhungen der Anfangstemperatur durch nichts gerechtfertigt sind, so dürfen wir auch die sie enthaltenden Gleichungen nicht für richtig halten.

Nehmen wir aber hinzu, dass die Dunker'sche Formel obendrein die Temperatur der grössten Tiefe um etwa 0,8° R. oder einen Grad Celsius zu hoch gibt, nämlich = 46,099° R. statt 45,3°, und ferner, dass in der Hauptreihe der Beobachtungen von 1266 bis 1716 Meter sämmtliche Werthe in den grössten Tiefen von 1656 m an nach abwärts nach der Formel zu hoch ausfallen, die mittleren, bis 1566 m hinauf, keine beträchtlichen Differenzen zeigen, die oberen dagegen bei der Rechnung nach der Formel sich sämmtlich zu niedrig stellen, so möchten daraus noch fernere Bedenken gegen die Dunker'sche Formel erwachsen, welche den aus ihr gezogenen Schluss, nämlich die Annahme einer linearen Wärmezunahme unter der Erdoberfläche, umstossen.

Fragen wir nun nach einer Formel, welche aus den Schladebach'schen Beobachtungen abzuleiten wäre, so ergibt sich zunächst, wenn man die sämmtlichen 10

ursprünglichen Beobachtungen mit der für 0-Tiefe anzunehmenden Temperatur von 9° C. kombinirt, eine ziemlich einfache und zugleich eine nur sehr geringe Fehlerquadratsumme aufweisende Formel von der Form

$$T = 9^0 + 0{,}032 \,.\, s - 0{,}0000025 \,.\, s^2.$$

Diese Formel, obwohl auf viel weniger Decimalstellen berechnet, möchte von der obigen letzten Henrich'schen Formel, deren Fehlerquadratsumme nebenbei nicht wesentlich geringer ist (sie beträgt bei Henrich 2,15, hier 2,8), insofern den Vorzug verdienen, als sie die Anfangstemperatur überhaupt nicht willkürlich ändert und zugleich übersichtlicher ist. Indessen ist es ziemlich gleichgültig, auch hinsichtlich der aus beiden Formeln etwa zu ziehenden Schlüsse, welche von beiden man benutzen will, und Henrich hätte seine hierauf verwandte Mühe durchaus nicht als auf eine „undankbare Aufgabe" verwandt beklagen sollen; diese Formel ist in der That das einzig brauchbare in seiner ganzen Auseinandersetzung.

Zum Schlusse möchte ich mir noch ein paar Worte über die Folgerungen erlauben, zu welchen diejenigen empirischen Formeln, welche im Vorstehenden als zulässig erkannt sind, uns berechtigen. Unbedingt gelangen wir durch sie zu dem Schlusse, dass bei einem Hinuntersteigen unter die Erdoberfläche zwar bis jetzt sich noch immer, absolut genommen, eine Temperaturzunahme gezeigt hat, dass aber der Grad dieser Steigerung um so mehr nachlässt, je tiefer wir gelangen. Dagegen ist in Wahrheit nichts einzuwenden; denn wenn wir uns (wie z. B. Herr Oberberghauptmann Huyssen) hinter die Unregelmässigkeiten der Temperaturzunahme flüchten wollten, welche häufig (z. B. in ziemlich hohem Grade bei dem Bohrloche in Sennewitz, nördlich von Halle) vorkommen, so überschätzen wir dieselben offenbar und verkennen, dass sich doch jene empirischen Formeln aufstellen liessen und nur geringe Fehlerquadratsummen ergaben. Wollten wir jedoch an Stelle der Gleichungen andere setzen, die jene Schlüsse nicht zuliessen, so würden wir einfach das Gebiet der thatsächlichen Beobachtung verlassen.

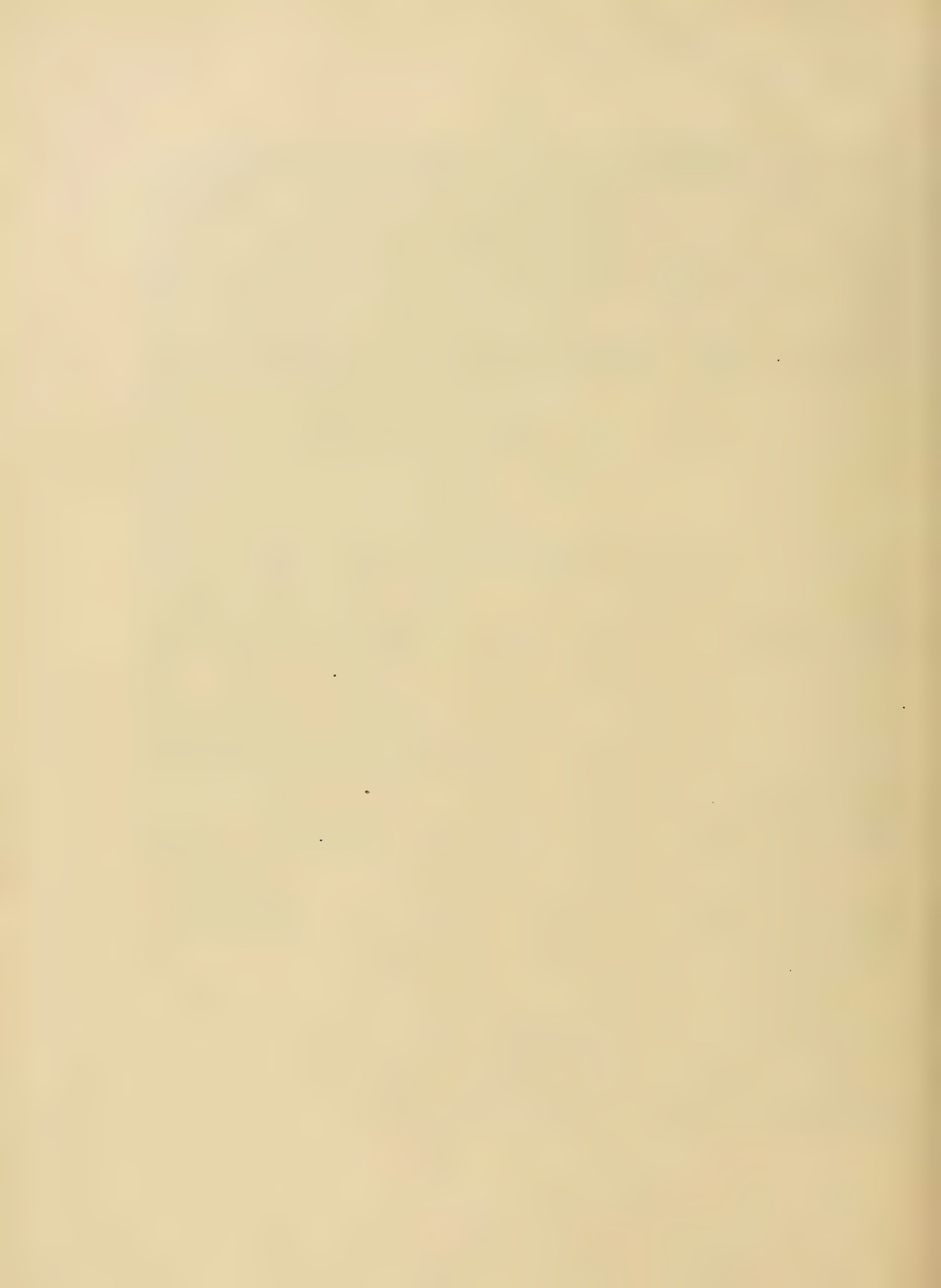
Ausserdem stellt sich in den beiden Bohrlöchern von Sperenberg und Schladebach die zuletzt beobachtete Wärmezunahme als sehr gering heraus; in Schladebach betrug sie sogar auf die letzten 30 Meter nur 0,1° R., also im Grunde nicht mehr, als die Grenze möglicher Beobachtungsfehler betragen dürfte. Dies schon lässt es uns als sehr wahrscheinlich erscheinen, dass sich die Tiefe dieser Bohrlöcher schon einer Grenze nähert, von welcher aus keine Steigerung der Wärme mehr stattfindet, wo also eine konstante Durchschnittstemperatur des Erdkörpers erreicht wird. Von da an wieder eine Abnahme zu folgern, wie es die Anhänger des glühendheissen

Erdkerns ihren Gegnern gern andichten, ist aus den Eingangs bemerkten Gründen durchaus unstatthaft. Anders gestaltet sich aber die Frage nach der Tiefe und Temperatur, bei welcher jener konstante Werth der letzteren erreicht wird; in dieser Hinsicht dürfte sich mit Hülfe der Berechnung der Maxima und Minima wenigstens ein annäherndes Resultat erzielen lassen. Freilich sind der Beobachtungsstellen noch sehr wenige, und da Grenelle für etwa 1020 m, Sperenberg für 1650 m, Schladebach für die Formel $T = 9^0 + 0{,}032 \,.\, s - 0{,}0000025\, s^2$ aber erst für 6400 m Tiefe das Ende der Wärmezunahme verheisst, so würde namentlich in letzter Zahl eine grosse Schwierigkeit liegen, wenn nicht eben die so sehr geringe Wärmesteigerung, welche gegen Ende der Bohrung im letztgenannten Orte thatsächlich ermittelt ist, grade diese Ziffer als zu hoch erscheinen liesse. Aus diesem Grunde habe ich auch schon früher aus den letzten, tiefsten Beobachtungen eine andere empirische Formel berechnet, nämlich

$$T = 9^0 + 0{,}045 \,.\, s - 0{,}00001 \,.\, s^2,$$

welche allerdings nur approximativ ist, meiner Ansicht nach jedoch mit 2250 m den Punkt, an welchem eine konstante Erdtemperatur erreicht sein würde, eher zu tief als zu hoch angibt. Dass diese Formel sich nicht durch Rückrechnungen kontroliren und für die ganze Reihe der Beobachtungen verwerthen lässt, liegt eben darin, dass die Wärmezunahme nach ihr nothwendig geringer sein muss als weiter oben, dass also umgekehrt auch die Abnahme nach oben hin zu klein ausfallen muss — ein Umstand, der bei der Prüfung nicht zu übersehen sein möchte.

Die Temperaturen, welche sich in diesem konstant-warmen Erdinnern erwarten lassen, waren etwa 60° C. bei Schladebach (während die für die ersterwähnte Formel resultirenden 111° C. unberücksichtigt bleiben können), 51° C. bei Sperenberg und 33° C. bei Grenelle. Sie gehen zwar noch ziemlich weit auseinander; da man aber doch nicht in allen Fällen eine ganz gleiche Wärme des inneren Erdkörpers zu finden braucht, und da Grenelle bei seiner verhältnissmässig geringen Tiefe weniger in Betracht kommen dürfte, so ist doch in dieser Beziehung das Endergebniss kein ganz unbefriedigendes, sofern man eben nicht von plutonistischen Prämissen ausgeht und dem Thatbestande entgegen auf ihnen beharren will.



Ueber

die Synthese der Vulpinsäure und die Constitution der γ-Ketonsäuren.

Von

J. Volhard.



Die Vulpinsäure ist eine der vielen intensiv gelben Säuren, die man in den Flechten vorfindet. Sie ist benannt nach der Flechte, aus der sie gewonnen wird, dem *Lichen vulpinus* L., jetzt *Evernia vulpina*, auch *Cetraria, Chlorea, Usnea, Parmelia, Cornicularia* genannt, je mit dem Beiwort *vulpina*. Die Flechte ist sehr verbreitet in Schweden und Norwegen, findet sich aber auch in den Hochthälern Tirols und der Schweiz auf Fichten und Arven ziemlich häufig. Im Norden soll sie zum Vergiften der Wölfe benutzt werden. Nach Versuchen, die Herr Prof. v. Mering anzustellen die Güte hatte, ist sie allerdings so giftig, dass $^1/_2$ g ein Kaninchen in einigen Stunden tödtet. Die Säure wurde zuerst mit dem Farbstoff der *Parmelia parietina*, der Chrysophansäure, verwechselt; ihre Eigenthümlichkeit wurde dann von Möller und Strecker*) dargethan, die auch ihre Zusammensetzung $C_{19}H_{14}O_5$ feststellten. Eine weitere eingehende Untersuchung der Vulpinsäure von Spiegel**) erschien 1883 und an diese schliesst sich jetzt die meinige an.

Spiegel fand, dass die Vulpinsäure mit Essigsäureanhydrid ein Acetoxylacton liefert, und er war meines Wissens der erste, der die Bildung eines nicht sauren und gegen Wasser beständigen Acetylderivates aus einer Säure durch die Annahme eines alkoholischen Hydroxyls in der Säure zu erklären versuchte. Spiegel gibt der Vulpinsäure die Structurformel

$$\begin{array}{lcccccl}
 & & & & \mathrm{OH} & & \\
 & & & & | & & \\
 & & & & \mathrm{C} & & \\
 & & & / & & & \\
\mathrm{C_6H_5-} & \mathrm{C} & = & \mathrm{C} & & \mathrm{C} & \mathrm{-C_6H_5,} \\
 & | & & | & & | & \\
\mathrm{CH_3O-} & \mathrm{CO} & & \mathrm{O} & - & \mathrm{CO} &
\end{array}$$

*) Liebig's Annalen 113, 56. **) ibid. 219, 1.

nach der sie selbst als ein Lacton erscheint. Die Bildung des acetylirten Lactons wäre demnach einfach ein Austausch des Hydroxylwasserstoffs gegen Acetyl.

Ihre Säurenatur soll sie dem tertiären Hydroxyl verdanken. Diesem schreibt Spiegel „nur deshalb an saure gränzende, phenolartige Eigenschaften und dem Erlenmeyer'schen Satz gegenüber Beständigkeit zu, weil es an einem durch die Lactonbindung dargestellten ringförmigen Atomcomplex sitzt."

Phenolartiger Charakter würde sich so allenfalls erklären lassen, aber die Vulpinsäure zersetzt kohlensaures Kali und kohlensauren Baryt; es handelt sich also nicht um ein Phenol, sondern um eine ausgesprochene Säure, und zur Erklärung der Säurenatur kann jenes Hydroxyl um so weniger in Anspruch genommen werden, als sein Träger mit dem säurebildenden Radical -COO- nicht einmal in directer Verbindung steht. Sind denn die Ester der Aepfelsäure, die verhältnissmässig doppelt soviel säurebildendes Radical enthalten, sauer oder auch nur phenolartigen Charakters?

Allerdings fehlt da die Ringschliessung, der ein wesentliches Moment für die Versäuerung des fraglichen Hydroxyls zugeschrieben wird.*)

Aber man vermisst jede Erklärung, warum durch Ringschliessung ein Körper zur Säure werde. Mindestens mit demselben Rechte könnte man einen Einfluss im entgegengesetzten Sinne erwarten, denn im Acetylen sind die Wasserstoffatome durch Metall ersetzbar, im Benzol dagegen nicht. Es ist jedoch überhaupt nicht abzusehen, wieso und warum Ringschliessung den electrochemischen Charakter der Radicale beeinflussen sollte. Neuerdings sind von Fittig und seinen Schülern**) Oxylactone dargestellt worden, die unzweifelhaft Hydroxyl und einen durch Lactonbindung geschlossenen Ring enthalten, wie das Phenyl- und Benzyloxybutyrolacton,

```
            OH                                  OH
            |                                   |
            CH                                  CH
          /    \                              /    \
C6H5—CH        CH2             C6H5-CH2—CH        CH2,
     |          |                        |          |
     O————————CO                         O————————CO
```

Phenyloxybutyrolacton — Benzyloxybutyrolacton oder Phenyloxyvalerolacton

mit deren Constitution also die der Vulpinsäure nach Spiegels Auffassung eine ganz unverkennbare Aehnlichkeit hätte; aber diese Hydroxylactone zeigen keine Spur von

*) Vgl. auch Bredt, Liebig's Annalen 256, 318. **) ibid. 268, 35, 40, 45, 51.

sauren Eigenschaften; sie werden durch kohlensaures Alkali aus der wässerigen Lösung abgeschieden, und Aether entzieht sie der alkalischen Lösung.

Auch für das Phenol, das etwa als Beleg herangezogen werden könnte, ist es durchaus nicht bewiesen, dass das säureähnliche Verhalten durch die Ringschliessung bedingt werde; es ist viel wahrscheinlicher, dass dieser Charakter von der verhältnissmässig geringen Anzahl der Wasserstoffatome abhängt, die der an sich etwas electronegativen Natur des Kohlenstoffs gestattet, sich an dem Hydroxyl geltend zu machen.

Spiegel's Vorstellung von der Constitution der Vulpinsäure ist also mit dem chemischen Charakter dieser Säure durchaus unvereinbar.

Gleichwohl hat diese Hypothese vielfachen Anklang gefunden und für die Structurformeln der Ketonsäuren, die sich gegen Essigsäureanhydrid ähnlich verhalten, so auch für die Bredtsche*) Vorstellung von der Constitution der Lävulinsäure das Vorbild abgegeben. Wenn Bredt die Arbeit Spiegels als in vieler Beziehung fruchtbringend bezeichnet, so bezieht sich dieses Lob augenscheinlich mehr auf eben jene Hypothese als auf die sonstigen Vorzüge der durch Sorgfalt und Geschicklichkeit der experimentellen Ausführung ausgezeichneten Arbeit, deren Gründlichkeit um so mehr anerkannt und hervorgehoben zu werden verdient, je mehr jetzt bei den chemischen Arbeiten die Tendenz zu Tage kommt, das Ei ungelegt an den Markt zu bringen.

Um aber wieder auf die Bildung der Acetoxylactone zurückzukommen, die früher dazu nöthigte, wohl charakterisirte Säuren als Hydroxylactone anzusehen, so ist das Verständniss dieser Reaction ein nicht unwichtiges Ergebniss meiner Untersuchung über die Hydrochelidonsäure, über welche ich der naturforschenden Gesellschaft vor einem halben Jahre vorzutragen die Ehre hatte.

Ich habe damals den Nachweis geliefert, dass die Hydrochelidonsäure unzweifelhaft ein Derivat des Acetons ist, nämlich symmetrische Acetondiessigsäure:

$$\begin{array}{ccc} CH_3 & \qquad & CH_2-CH_2-COOH \\ | & & | \\ CO & & CO \\ | & & | \\ CH_3 & & CH_2-CH_2-COOH \end{array} ,$$

Aceton — Acetondiessigsäure od. Hydrochelidonsäure

ferner dass diese Säure beim Erhitzen für sich oder mit Wasser entziehenden Mitteln Wasser verliert und in ein gleichfalls symmetrisch constituirtes Dilacton übergeht.

---

*) Liebig's Annalen 236, 225.

Diese Abspaltung von Wasser aus der Acetondicarbonsäure beweist, dass das die Ketonsäuren, Ketone, Aldehyde charakterisirende Radical Carbonyl, CO, mit dem Hydroxyl eines zu ihm in γ-Stellung befindlichen Radicales unter geeigneten Umständen in Wechselwirkung tritt.

Man kann sich eine solche Wechselwirkung nur in einer Art vorstellen, nämlich derart dass der Wasserstoff des Hydroxyls an den Sauerstoff des Carbonyls tritt und diesen in Hydroxyl verwandelt, während der Kohlenstoff des Carbonyls durch Vermittlung von Sauerstoff sich mit dem in γ-Stellung befindlichen Radical verbindet, d. h. in Lactonbindung eintritt; das so an den Carbonylkohlenstoff gewanderte Hydroxyl wirkt dann auf ein zweites zu ihm in γ-Beziehung stehendes Hydroxyl ein, um Wasser und eine zweite Lactonbindung zu bilden, entsprechend der Gleichung

$$
\begin{array}{lll}
CH_2-CO & & CH_2-CO & & CH_2-CO \\
| \quad\;\; | & & | \quad\;\; | & & | \quad\;\; | \\
CH_2 \quad OH & & CH_2 \quad O & & CH_2 \quad O \\
| & & | \diagup & & | \diagup \\
CO & = & C - OH & = & C \qquad + H_2O. \\
| & & | & & | \diagdown \\
CH_2 \quad OH & & CH_2 \quad OH & & CH_2 \quad O \\
| \quad\;\; | & & | \quad\;\; | & & | \quad\;\; | \\
CH_2-CO & & CH_2-CO & & CH_2-CO
\end{array}
$$

Was Spiegel, Bredt, Roser und andere als den Ausdruck der Constitution der Säure auffassen, das Hydroxylacton, erscheint hiernach nicht als Structur einer wirklich existirenden Verbindung, sondern nur als das erste Stadium einer Umsetzung, das nothwendig von einem weiteren Stadium, nämlich einer Wasserabscheidung oder dem Austritt einer sonstigen Hydroxylverbindung gefolgt oder begleitet sein muss.

Das erste Stadium der auf Wasserabspaltung hinwirkenden Reactionen scheint bei allen Ketonsäuren das gleiche, Wanderung des Wasserstoffs von dem Carboxyl an den Carbonylsauerstoff, das zweite Stadium, die eigentliche Wasserabspaltung, kann dagegen, je nach der Natur der Substanz, in verschiedener Weise verlaufen.

Für die zweibasischen γ-Ketonsäuren ist die Reaction oben an dem Beispiel der Acetondiessigsäure erörtert; in gleicher Weise gehen Benzophenondicarbonsäure*), β-Benzoylpropion-o-carbonsäure**) in Dilactone über; ganz analog vollzieht sich die Bildung von Dimethyloxeton aus Dibromvalerolacton.***)

Die Bildung von Dilactonen aus Diketonsäuren mit benachbarten Carbonylen wie z. b. aus Diphtalylsäure†) erfolgt höchst wahrscheinlich in etwas anderer Weise.

---

*) Graebe und Juillard, Liebig's Annalen 242, 246.

) Roser, Ber. d. d. chem. Ges. 17, 1770; 18, 802. *) Volhard, Liebig's Annalen

†) Graebe und Juillard, Liebig's Annalen 242, 229.

Hier gehen die beiden Carbonyle in C(OH) über und die zwei Hydroxyle wirken dann gegeneinander unter Abscheidung von Wasser und Hinterlassung eines Sauerstoffatomes, das wie im Aethylenoxyd oder in den Glycidsäuren die beiden Kohlenstoffatome verbindet:

```
C6H4—CO               C6H4—CO                C6H4—CO
 |    |                 |    |                  |    |
 CO   OH          HO—C  —  O                  C  —  O
 |          =           |            =   O<|              + H2O.
 CO   OH          HO—C  —  O                  C  —  O
 |    |                 |    |                  |    |
C6H4—CO               C6H4—CO                C6H4—CO
Diphtalylsäure        intermediär            Dilacton
```

Wieder anders verläuft die Reaction bei den einbasischen Ketonsäuren: da tritt das Hydroxyl mit dem Wasserstoff eines benachbarten Methylens oder Methenyls als Wasser aus unter Erzeugung eines ungesättigten Lactons:

```
 CH3                  CH3                 CH3
 |                    |                   |
 CO    OH  =  HO—C  —  O      =         C  —  O    + H2O.
 |     |              |     |             ||    |
 CH2   |              CH2   |             CH    |
 |     |              |     |             |     |
 CH2—CO               CH2—CO              CH2—CO
Lävulinsäure         intermediär        Angelicalacton
```

In dieser Weise lässt sich die Bildung der Acetoxylactone aus den Ketonsäuren ohne Voraussetzung eines alkoholischen Hydroxyls in der Säure sehr einfach erklären. Es wird weiterhin an der Lävulinsäure, der zumeist untersuchten γ-Ketonsäure, dargethan werden, dass auch ihr gesammtes chemisches Verhalten sich einfacher und ungezwungener erklärt, wenn man sie als Ketonsäure auffasst, als unter der Annahme sie sei ein Hydroxylacton.

Vorerst aber scheint es nothwendig, die Constitution derjenigen Säure zu erörtern, die, wo immer man die Ketonsäuren als Hydroxylactone darstellt, als ein Beispiel citirt zu werden pflegt, für welches die Hydroxylactonconstitution unwiderleglich dargethan sei, nämlich die der Vulpinsäure.

Die Vulpinsäure ist, wie Spiegel*) gezeigt hat, Methylester der Pulvinsäure; ihre Constitution also von der der letzteren abhängig. Für die Constitution der Pulvinsäure ist ganz besonders ihr Verhalten gegen Alkalien in Betracht zu ziehen; sie geht durch Alkalien unter gewissen Umständen in Oxatolylsäure**) über. die von Spiegel als Dibenzylglycolsäure

*) Liebig's Annalen 219, 1. **) Möller und Strecker, Liebig's Annalen 113, 69.

$$\begin{array}{c} HO \\ | \\ C_6H_5-CH_2-C-CH_2-C_6H_5 \\ | \\ COOH \end{array}$$

gekennzeichnet wurde. Die Entstehung der Dibenzylglycolsäure setzt, wie Spiegel*) erörtert, voraus, dass sich die Pulvinsäure zuerst in die Diketonsäure

$$\begin{array}{cccccc} C_6H_5- & CH & -CO-CO- & CH & -C_6H_5 \\ & | & & | & \\ & COOH & & COOH & \end{array}$$

verwandle, deren Uebergang in Dibenzylglycolsäure sodann, abgesehen von der Abspaltung der Kohlensäure, ganz der Umwandlung von Benzil in Benzilsäure analog wäre, sonach als eine für solche Diketone gewöhnliche Reaction erscheinen würde.

Wenn man andrerseits die Spiegel'sche Auffassung der Pulvinsäure, die durch die Formel

$$\begin{array}{ccccc} & & OH & & \\ & & | & & \\ & & C & & \\ C_6H_5- & C & & C = & C-C_6H_5 \\ & | & & | & | \\ & CO & - & O & COOH \end{array}$$

ausgedrückt wird, derart umgestaltet dass sie einer richtigen zweibasischen Säure entspricht, also zweimal das Radical Carboxyl enthält, so bekommt man den Ausdruck

$$\begin{array}{ccccc} & & O & & \\ & & \wedge & & \\ C_6H_5- & C = & C-C & = C & -C_6H_5, \\ & | & & | & \\ & COOH & & COOH & \end{array}$$

wonach die Pulvinsäure eine ungesättigte zweibasische Glycidsäure wäre, ein Anhydrid der oben formulirten Diketonsäure, gebildet durch Wechselwirkung der beiden Carbonyle untereinander und mit dem Wasserstoff der benachbarten Methenyle, gemäss der Gleichung:

$$\begin{array}{ccccc} C_6H_5\ \ COOH & & C_6H_5\ \ COOH & & C_6H_5\ \ COOH \\ \vee & & \vee & & \vee \\ CH & & C & & C \\ | & & \| & & \| \\ CO & & C(OH) & & C \\ | & = & | & = & |>O\ \ +H_2O. \\ CO & & C(OH) & & C \\ | & & \| & & \| \\ CH & & C & & C \\ \wedge & & \wedge & & \wedge \\ C_6H_5\ \ COOH & & C_6H_5\ \ COOH & & C_6H_5\ \ COOH \\ \text{Diketonsäure} & & \text{intermediär} & & \text{Pulvinsäure} \end{array}$$

*) A. a. O. S. 44.

Dass ein solches Anhydrid durch Wasseraufnahme leicht in jene Diketonsäure übergehen kann, ist selbstverständlich. Ebenso harmonirt die hier entwickelte Auffassung mit dem gesammten chemischen Verhalten der Pulvinsäure und ihrer Derivate.

Vor allem findet damit der entschiedene Säurecharakter der Vulpinsäure, für die wir den Ausdruck

$$
\begin{array}{ccccccccc}
 & & & & O & & & & \\
 & & & & \wedge & & & & \\
C_6H_5 & - & C & = & C - C & = & C & - & C_6H_5 \\
 & & | & & & & | & & \\
 & & COOCH_3 & & & & COOH & &
\end{array}
$$

erhalten, eine befriedigende Erklärung, indem er auf die gewöhnlichste landläufige Ursache der Säurenatur, auf einen Carboxylgehalt zurückgeführt wird, während der Pulvinsäure als einer richtigen zweibasischen Säure zwei Carboxyle zugetheilt sind.

Durch Erhitzen mit Wasser entziehenden Mitteln geht die Pulvinsäure in ein Anhydrid über; nach obigen Erörterungen über das Verhalten der Ketonsäuren würde diese Umsetzung gemäss der Gleichung

$$
\begin{array}{c}
C_6H_5-C-COOH \\
\| \\
C \\
|>O \\
C \\
\| \\
HOCO-C-C_6H_5
\end{array}
=
\begin{array}{c}
C_6H_5-C-COOH \\
\| \\
O-C \\
|\quad\;| \\
|\quad C-OH \\
|\quad\;\| \\
CO-C-C_6H_5
\end{array}
=
\begin{array}{c}
C_6H_5-C-CO \\
\|\quad| \\
O-C\quad| \\
|\quad|\quad| \\
|\quad C-O \\
|\quad\| \\
CO-C-C_6H_5
\end{array}
+ H_2O
$$

zu einem Dilacton führen und als solches ist das Anhydrid von Spiegel auch aufgefasst worden.

Die Vulpinsäure dagegen gibt mit Essigsäureanhydrid ein neutrales Acetoxylacton; auch diese Verschiedenheit des Verhaltens wird aus obiger Formel verständlich. Die Einwirkung des Carboxyls drängt von dem zu ihm in γ-Stellung befindlichen Kohlenstoffatom den Sauerstoff ab unter Herstellung einer Lactonbindung

$$
\begin{array}{c}
C_6H_5-C-COOH \\
\| \\
C \\
|>O \\
C \\
\| \\
C_6H_5-C-COOCH_3
\end{array}
=
\begin{array}{c}
C_6H_5-C-CO \\
\|\quad| \\
HO-C\quad| \\
|\quad| \\
C-O \\
\| \\
C_6H_5-C-COOCH_3
\end{array}
$$

Das so entstandene Hydroxyl kann aber an seinem neuen Platze weder mit einem zweiten Hydroxyl, noch mit dem Wasserstoff eines benachbarten Radicals in Wechselwirkung treten, weil der Wasserstoff des Carboxyls durch Methyl ersetzt und ausserhalb des Phenyls kein weiterer Wasserstoff vorhanden ist, es unterliegt daher der directen Einwirkung des Essigsäureanhydrids, indem es seinen Wasserstoff gegen Acetyl

austauscht; die letzte Phase dieser Reaction würde also ganz so verlaufen, wie sich Spiegel die Bildung des Acetylderivates vorstellt. Diese Auffassung der Pulvinsäure und ihrer Derivate stimmt sohin mit dem chemischen Verhalten derselben aufs beste überein.

Alle diese Körper leiten sich demnach ab von der Diketonsäure

$$C_6H_5-\underset{\displaystyle COOH}{\underset{|}{CH}}-CO-CO-\underset{\displaystyle COOH}{\underset{|}{CH}}-C_6H_5 .$$

Denkt man sich in dieser Diketonsäure die zwei Phenyle durch zwei Wasserstoffatome ersetzt, so hat man die Zusammensetzung der Oxalyldiessigsäure oder Ketipinsäure

$$HOCO-CH_2-CO-CO-CH_2-COOH;$$

die Diketonsäure wäre also zu bezeichnen als symmetrische Diphenylketipinsäure.

Die Ketipinsäure ist bis dahin nur synthetisch erhalten worden. Fittig und Daimler*) haben sie aus Monochloressigester mit Oxalester und Zink dargestellt, W. Wislicenus**) aus Essigäther und Oxaläther mittelst Natrium oder Natriumaethylat. Es drängt sich sofort der Gedanke auf, dass die nämlichen Reactionen, wenn statt Essigsäure- oder Chloressigsäureester die entsprechenden Derivate der Phenylessigsäure angewendet werden, Diphenylketipinsäure liefern müssten.

So lässt der Versuch, jene Diketonsäure zu benennen, ohne weiteres Beziehungen zu bekannten Verbindungen zu Tage treten, zugleich weist er auf mehrere schon begangene Wege hin, die zu einer Synthese der Diketonsäure zu führen versprechen und damit die Möglichkeit eröffnen, die oben entwickelte Constitution der Pulvinsäure der experimentellen Prüfung zu unterziehen.

Von weitem scheinen diese Wege so eben und fahrbar, dass man glaubt, man habe nur einzusteigen, um bei der Station Diphenylketipinsäure abzuspringen. In Wirklichkeit ging es nicht so glatt; es waren immerhin einige Joche zu übersteigen; auch kam man unversehens vom Wege ab in Seitenthäler, deren anmuthende Scenerie zur Verfolgung des Abweges lockte und es bedurfte angestrengter Märsche, um den richtigen Weg zu gewinnen. Bei diesen Wanderungen wurde ich durch einen unermüdlichen Begleiter unterstützt, meinen Assistenten Dr. Fr. Henke, dessen Sorgfalt und Ausdauer die Erreichung des Zieles wesentlich erleichterte.

Nach W. Wislicenus***) verbindet sich Oxalsäureaethylester bei Einwirkung von Natrium oder Natriumaethylat mit einem Molekül Phenylessigester unter Abscheidung von einem Mol. Alkohol gemäss der Gleichung

---

*) Liebig's Annalen 249, 184. **) ibid. 246, 328. ***) Liebig's Annalen 246, 340.

$$\begin{array}{c}C_6H_5-CHH\\ |\\ C_2H_5O-CO\end{array} + \begin{array}{c}C_2H_5O-CO\\ |\\ C_2H_5O-CO\end{array} = \begin{array}{c}C_6H_5-CH-CO\\ |\qquad |\\ C_2H_5O-CO\quad COOC_2H_5\end{array} + C_2H_5OH$$

zu Phenyloxalessigester. Würde sich ein zweites Molekül Phenylessigester in gleicher Weise mit dem Produkt jener ersten Reaction combiniren lassen, so müsste der Diaethylester der Diphenylketipinsäure entstehen:

$$\begin{array}{c}C_2H_5O-CO\\ |\\ C_6H_5-CHH\\ C_6H_5-CHH\\ |\\ C_2H_5O-CO\end{array} + \begin{array}{c}C_2H_5O-CO\\ |\\ C_2H_5O-CO\end{array} = \begin{array}{c}HOC_2H_5\\ HOC_2H_5\end{array} + \begin{array}{c}C_2H_5O-CO\\ |\\ C_6H_5-CH-CO\\ |\qquad |\\ C_6H_5-CH-CO\\ |\\ C_2H_5O-CO\end{array}$$

Diese Reaction zu verwirklichen ist mir jedoch bis jetzt noch nicht gelungen; aus Phenylessigäther und Oxaläther entstehen mehrere und je nach den Umständen verschiedene Produkte, mit deren Untersuchung ich noch beschäftigt bin. Die Reaction verläuft so wenig glatt, dass die Hoffnung, durch sie das Ziel zu erreichen, bald aufgegeben wurde.

Leichter als im Phenylessigester sind die Methylen-Wasserstoffatome des Benzylcyanürs in Reaction zu ziehen, wie die zahlreichen von V. Meyer*) und seinen Schülern mit Benzylcyanür ausgeführten Synthesen beweisen. Da nun die Cyanüre in der Regel leicht in Carbonsäuren übergeführt werden können, so wurde versucht vom Benzylcyanür aus zu der gesuchten Diphenylketipinsäure zu gelangen. Auch mit Oxalsäureaethylester ist, was ich anfänglich übersehen hatte, das Benzylcyanür schon combinirt worden, und zwar von E. Erlenmeyer jr.**), der aus diesen Componenten den Cyanphenylbrenztraubensäureester

$$\begin{array}{c}C_6H_5-CH-CO-CO\\ |\qquad\qquad |\\ CN\qquad\quad OC_2H_5\end{array}$$

dargestellt hat. Ich wendete 2 Molgew. Benzylcyanür auf 1 Molgew. Oxalester an und gleich der erste Versuch ergab ein Produkt, dessen prächtige hochgelbe Farbe auf eine Beziehung zu dem gesuchten gelben Farbstoff hinwies, daher als Marke des richtigen Weges gelten durfte.

Man löst 23 g Natrium in 250 g absolutem Alkohol, gibt nach dem Erkalten 73 g Oxalsäureaethylester zu und lässt dann langsam 120 g Benzylcyanür eintropfen, wobei die Flüssigkeit sich erwärmt, eine gelbe Farbe annimmt und trübe wird. Nach-

*) Ber. d. deutsch. chem. Ges. 20, 534, 2944. 21, 1291 u. ff. Liebig's Annalen 250, 118 ff.
**) Ber. d. chem. Ges. 22, 1483.

dem alles Benzylcyanür eingetragen ist, wird eine halbe Stunde lang auf dem Wasserbade am Rückflusskühler erhitzt; die Flüssigkeit wird dabei dunkler und scheidet ein Natronsalz als gelben Niederschlag ab; beim Erkalten vermehrt sich der Niederschlag derart, dass die Masse zu einem steifen Brei gesteht, während er zugleich krystallinische Beschaffenheit annimmt. Auf Zusatz von Wasser geht das Natronsalz fast ganz in Lösung. Man setzt jetzt etwas mehr Essigsäure zu als zur Absättigung des angewendeten Natriums nöthig ist und verdünnt reichlich mit Wasser. Der sehr copiöse, hochgelbe, flockige Niederschlag wird abfiltrirt, mit Wasser ausgewaschen, bis eine Probe ohne Rückstand verbrennt, und auf der Pumpe möglichst abgesaugt; um unverändertes Benzylcyanür und ein wenig entstandener Cyanphenylbrenztraubensäure zu entfernen, reibt man die gelbe Masse mit Weingeist an und wäscht mit wenig Weingeist nach.

Der gelbe Körper ist das Dinitril der Diphenylketipinsäure. Die Ausbeute ist ziemlich gut, aus 73 g Oxaläther wurden 87,25 g Dinitril erhalten statt berechnet 144 g, das ist 60,6 Proc. der berechneten Ausbeute.

In Wasser und den leichtflüchtigen Lösungsmitteln ist das Dinitril nur sehr wenig löslich; etwas mehr in Amylalkohol oder Eisessig; sehr leicht wird es in der Wärme von Nitrobenzol oder Anilin aufgenommen. Aus Amylalkohol krystallisirt der Körper in olivengrünglänzenden Schüppchen, die unter dem Mikroskop deutliche Krystallformen nicht erkennen lassen: wurmartig gekrümmte, sägeförmig gezackte Formen. Sehr gut lässt sich das Dinitril aus Nitrobenzol oder einem Gemisch gleicher Volume Eisessig und Nitrobenzol umkrystallisiren; man erhält so ein gelbbraunes, glänzendes Pulver, jedoch auch ohne deutliche Krystallformen.

Das reine Dinitril fängt bei 250° an, sich dunkler zu färben und wird bei 270° unter Gasentwicklung und Schwärzung flüssig.

0,2287 g gaben 0,6299 CO_2 entspr. 0,17179 C und 0,0879 H_2O entspr. 0,0098 H
0,1966 g gaben 16,8 cbcm feuchtes Stickgas bei 15° und 748 mm Druck entspr. 0,019346 g N

Ber. für $C_{18}H_{12}O_2N_2$	Gefunden
C 75.00	75.11
H 4.17	4.27
N 9.72	9.89

Von wässerigen Flüssigkeiten wird das Dicyanür sehr schwer benetzt; nach dem Befeuchten mit etwas Weingeist löst es sich leicht in Natronlauge, Ammoniak, Barytwasser, kohlensaurem Natron. Diese Lösungen reagiren auch bei Ueberschuss von

Dicyanür alkalisch; aus denselben wird das Dicyanür durch alle Säuren abgeschieden, selbst Kohlensäure schlägt es zum grössten Theile nieder. Der hochgelbe, anscheinend amorphe Niederschlag lässt sich gut abfiltriren. Mit den Schwermetallsalzen geben die alkalischen Lösungen Niederschläge, die jedoch, wie es scheint, nur Gemenge von Basis und Dicyanür sind.

Durch Kochen mit Kalilauge wird das Dicyanür nicht zersetzt; erst beim Schmelzen mit Kali entwickelt es Ammoniak. Auch durch concentrirte Salzsäure wird es nur bei tagelangem Kochen unvollständig verseift. Rascher erfolgt die Verseifung durch concentrirte Salzsäure im zugeschmolzenen Rohre bei 130°. Nach zwei Stunden ist die Umsetzung beendet; nach dem Abkühlen durch Eiswasser öffnet sich das Rohr fast ohne Druck. Der Inhalt besteht aus einer klaren, schwach gelben Flüssigkeit und einer braungelben bis braunen gesinterten Masse. Aus dem auf dem Wasserbade zur Trockne gebrachten Reactionsprodukte nimmt Wasser den gebildeten Salmiak auf, dessen Menge der für vollständige Umsetzung des Dicyanürs berechneten sehr nahe kommt, z. b. statt 1,75 wurde erhalten 1,5 g Salmiak.

Der in Wasser unlösliche Rückstand wiegt nach dem Trocknen eine Kleinigkeit mehr als das angewendete Dicyanür. Er besteht zum grösseren Theile aus einem gelben, neutralen Körper, der alle Eigenschaften des von Spiegel*) beschriebenen Pulvinsäuredilactons hat; dieses Dilacton bleibt mit sehr wenig unverseiftem Dicyanür gemengt zurück, wenn das von Salmiak befreite Reactionsprodukt in Aether aufgenommen wird (17,3 g Dicyanür gaben 11,9 g Dilacton).

Die ätherische Lösung hinterlässt beim Eindunsten einen braunen von Krystallkörnern durchsetzten Rückstand; dieser besteht der Hauptmasse nach aus Pulvinsäurehydrat, das, auch aus der Flechte dargestellt, in Aether keineswegs so schwer löslich ist, wie Spiegel angibt; ausserdem enthält er ein wenig unzersetztes Dicyanür und in geringen Mengen das Lacton einer Dibenzyloxalmonocarbonsäure, sowie gelbe krystallinische Körper, deren Trennung noch nicht gelungen ist, endlich ein dunkles, sprödes Harz. Mit einer Lösung von kohlensaurem Natron angerieben, geht der fragliche Rückstand grösstentheils in Lösung; aus der alkalischen Lösung scheidet Essigsäure die erwähnten Stoffe unbekannter Natur in gelben Flocken ab; durch Umkrystallisiren aus Alkohol erhält man daraus grössere durchsichtige Tafeln, die mit undurchsichtigen Körnern besetzt sind. Die essigsaure Lösung lässt auf Zusatz von Salzsäure

*) Liebig's Annalen 219, 9.

einen reichlichen flockigen Niederschlag von Pulvinsäure fallen, die man durch Krystallisiren aus Alkohol reinigt. Von 24,5 g Rückstand waren 4,6 g in Soda unlöslich; der Niederschlag durch Essigsäure betrug 3,0 g.

Handelt es sich hauptsächlich um die Darstellung von Pulvinsäuredilacton, so lässt man den Rückstand vom Verdunsten der ätherischen Lösung einige Zeit am Rückflusskühler mit Acetylchlorid kochen, verdampft das überschüssige Chlorid und nimmt in Aether auf; das Dilacton bleibt zurück; aus 32,7 g Aetherextract wurden so noch 20 g Dilacton erhalten. Die hierbei erhaltene ätherische Lösung lieferte das oben erwähnte Lacton der Dibenzyloxalylmonocarbonsäure.

Das Dilacton der Pulvinsäure, sei es durch Verseifung des Dicyanürs unmittelbar oder durch nachfolgende Behandlung mit Acetylchlorid gewonnen, löst sich nicht in Wasser oder wässerigen Alkalien, wenig in kochendem Benzol, aus dem es beim Erkalten in sehr feinen Nädelchen krystallisirt; etwas reichlicher wird es von kochendem Toluol oder Chloroform aufgenommen; am besten krystallisirt man es aus Eisessig um, der es bei langsamem Erkalten in glänzenden, durchsichtigen, gelben Nadeln abscheidet. Sein Schmelzpunkt wurde völlig übereinstimmend mit Spiegel's Angabe bei 220—221° gefunden. Zur Analyse war das Dilacton nacheinander aus Toluol, Chloroform, Eisessig umkrystallisirt worden.

1. 0,1899 g gaben 0,5148 CO_2 entspr. 0,1404 C und 0,0595 H_2O entspr. 0,00661 H
2. 0,1688 g gaben 0,4607 CO_2 „ 0,1256 C und 0,0534 H_2O „ 0,00593 H

Berechnet für $C_{18}H_{10}O_4$	Gefunden 1.	2.
C 74,48	73,93	74,43
H 3,45	3,48	3,51

Eine Lösung von Kali in Methylalkohol nimmt das Dilacton reichlich auf. Die mit Wasser verdünnte Lösung lässt auf Zusatz von Säuren einen gequollenen Niederschlag von hellgelben Flocken fallen. Derselbe wurde abfiltrirt und aus Weingeist umkrystallisirt, von dem er selbst beim Kochen nicht reichlich aufgenommen wird. Beim Erkalten schiessen glänzende Blättchen und Nadeln an, von schön gelber Farbe, unter dem Mikroskop anscheinend quadratische Tafeln. In Eigenschaften und Zusammensetzung stimmt die Substanz mit der Vulpinsäure aus *Evernia vulpina* überein. Ihr Schmelzpunkt liegt bei 146—148°, Spiegel gibt 148° an; ein von Schuchardt in Görlitz bezogenes Muster der Flechtensäure fing bei 145° an zu sintern und schmolz bei 147—148°.

1. 0,1910 g gaben 0,4935 CO_2 entspr. 0,1346 C und 0,0749 H_2O entspr. 0,00832 H
2. 0,2365 g gaben 0,6073 CO_2 „ 0,1656 C und 0,0930 H_2O „ 0,0103 H

Berechnet			Gefunden	
C_{19}	228	70,81	70,46	70,03
H_{14}	14	4,35	4,35	4,37
O_5	80	24,84	—	—
		100,00		

Mit Essigsäureanhydrid wurde aus der synthetischen Vulpinsäure das von Spiegel beschriebene Acetylderivat erhalten, welches nach einmaligem Umkrystallisiren aus Weingeist fast farblose, glänzende Nadeln bildete und bei 153—155° schmolz. Spiegel gibt den Schmelzpunkt zu 156° an. 1 g Vulpinsäure liefert 0,95 g umkrystallisirte Acetylverbindung statt berechnet 1,13 g.

Mit alkoholischem Kali wurde das Dilacton in den sauren Aethylester der Pulvinsäure übergeführt: canariengelbe, glänzende Schuppen, unter dem Mikroskop durchsichtige, sechsseitige Blättchen und Prismen; nach einmaligem Umkrystallisiren schmolz die Substanz bei 125—127°. Spiegel gibt den Schmelzpunkt der Aethylpulvinsäure zu 127—128° an.

Das Dilacton wurde durch eine Mischung von Aceton und Kalilauge, die aus ersterem erhaltene Vulpinsäure durch Kochen mit Kalkmilch verseift; aus den so bereiteten Salzlösungen fällt auf Zusatz von Salzsäure die Pulvinsäure in gelben Flocken aus, die beim Erwärmen ölig zusammenschmelzen, um beim Kochen nach kurzer Zeit zu festen krystallinischen, orangegelben Bröckchen zu erstarren. Sehr ckarakteristisch für die Pulvinsäure ist ihr Verhalten gegen Alkohol. Mit wenig Alkohol angerieben geht sie leicht in Lösung; nach einigen Augenblicken scheidet diese Lösung die Säure in Verbindung mit Alkohol als gelbes Krystallpulver wieder ab. Von heissem Alkohol wird die Säure in grosser Menge aufgenommen; beim Stehen über Nacht krystallisirt sie zum weitaus grössten Theil wieder aus in glänzenden, durchsichtigen Prismen, sehr ähnlich dem Natriumplatinchlorid, nur etwas heller in der Farbe. Die Krystalle enthalten, wie Spiegel angibt, Krystallalkohol:

0,318 g verloren bei 100° unter Blindwerden 0,0417 g entspr. 13,11 Proc. Alkohol, berechnet für $C_{18}H_{12}O_5 + C_2H_6O$ 13,00 Proc.

Die getrocknete Pulvinsäure schmilzt bei 215—216° unter Gasentwicklung, Spiegel gibt 214—215° an.

Pulvinsaures Silber, $C_{18}H_{10}O_5Ag_2 + H_2O$. — Sehr charakteristisch ist nach Spiegel die Zusammensetzung des pulvinsauren Silbers, das ganz gegen die Ge-

pflogenheit der Silbersalze ein Mol. Krystallwasser enthält. Das Salz wurde nach den Angaben Spiegels dargestellt nur unter Zusatz von etwas Alkohol, um die Löslichkeit der Pulvinsäure zu erhöhen.

1. 0,2090 g gaben 0,0844 Silber;
2. 0,1563 „ „ 0,0615 „ ;

Berechnet für	Gefunden	
$C_{18}H_{10}O_5Ag_2H_2O$	1.	2.
Ag 40,00	40,38	40,05.

Höchst wahrscheinlich ist dieses Salz ein Salz der Diphenylketipinsäure von der Zusammensetzung

$$\begin{array}{c} C_6H_5-\underset{\displaystyle COOAg}{\underset{|}{CH}}-CO-CO-\underset{\displaystyle COOAg.}{\underset{|}{CH}}-C_6H_5 \end{array}$$

Dibenzyloxalylmonocarbonsäurelacton.

Unter den Producten der Verseifung des Dinitrils der Diphenylketipinsäure ist oben das Lacton einer Dibenzyloxalylmonocarbonsäure erwähnt. Nachdem das Pulvinsäurehydrat durch Erhitzen mit Acetylchlorid in Dilacton übergeführt war, wurde das Product mit Aether ausgezogen. Die ätherische Lösung hinterlässt ein schwarzes, weiches Harz, das durch wiederholtes Auskochen mit kohlensaurem Natron unter Hinterlassung einer schwarzen, spröden, amorphen Masse theilweise in Lösung geht. Säuren fällen aus diesen Lösungen einen gelben, krystallinischen Körper, der mehrfach aus Methylalkohol und aus Eisessig umkrystallisirt werden muss, bis er homogen aussieht: kleine, undurchsichtige, kugelig vereinigte Nadeln von schwachgelber Farbe. Der Körper schmilzt bei 231—233°. Von Sodalösung wird er kalt nicht, wohl aber beim Kochen aufgenommen; mit Zinkoxyd und Wasser gekocht, führt er kein Zink in Lösung. Zu eingehender Untersuchung war die Menge nicht ausreichend; die Analysen führen zu der Formel $C_{17}H_{12}O_3$. Nach Entstehungsweise und Verhalten kann der Körper kaum etwas anderes sein als das oben bezeichnete Lacton.

$$\begin{array}{c} C_6H_5-CH=\underset{\displaystyle O}{\underset{|}{C}}-CO-\underset{\displaystyle CO}{\underset{|}{CH}}-C_6H_5 \end{array}$$

1. 0,1432 g gaben 0,4044 CO_2 entspr. 0,11029 C und 0,0594 H_2O entspr. 0,00660 H
2. 0,1383 g „ 0,3904 CO_2 „ 0,10647 C „ 0,0575 H_2O „ 0,00639 H

Berechnet	Gefunden	
$C_{17}H_{12}O_3 = 263,37$	1.	2.
C 77,26	77,02	76,99
H 4,56	4,61	4,62

Das Pulvinsäuredilacton (theilweise auch das Dinitril) liefert mit Salpetersäure, Piperidin, Anilin, Phenylhydrazin, Hydroxylamin schön krystallisirende Derivate; das Hydrat gibt mit Brom eine sehr beständige krystallinische Verbindung; diese Derivate sind noch in Untersuchung.

An der Identität der wie vorstehend beschrieben synthetisch erhaltenen Vulpinsäure mit der Säure aus *Cetraria vulpina* kann nach der durchgehenden Uebereinstimmung von Eigenschaften und Verhalten nicht gezweifelt werden. Durch diese Synthese dürfte die eingangs entwickelte Constitution jener Säure und ihrer Derivate genügend bewiesen sein.

Es erübrigt mir nunmehr, noch den Nachweis zu bringen, dass auch das Verhalten der Lävulinsäure in keiner Weise dazu nöthigt, die gewöhnliche Auffassung dieser Säure als γ-Ketonsäure

$$CH_3—CO—CH_2—CH_2—COOH$$

aufzugeben und ihr die Hydroxylactonformel

$$\begin{array}{l} CH_3—C(OH)—CH_2—CH_2 \\ \quad\;\; | \qquad\qquad\qquad\quad\;\; | \\ \quad\;\; O \;——————\; CO \end{array}$$

zuzuschreiben, in der ihre Säurenatur keine Erklärung findet.

Zur Constitution der Lävulinsäure.

Die Lävulinsäure wurde, nachdem Conrad*) ihre Identität mit der durch Abspaltung von Kohlensäure aus der Acetbernsteinsäure entstehenden Acetopropionsäure nachgewiesen hatte, ganz allgemein als eine wahre γ-Ketonsäure angesehen, bis Bredt**) dieselbe durch Essigsäureanhydrid in eine gegen Wasser ziemlich beständige und nicht saure Acetylverbindung überführte. Um die Bildung dieser Verbindung zu erklären, fasst Bredt in Analogie mit Spiegels Vorstellung von der Constitution der Vulpinsäure die Lävulinsäure als ein γ-Hydroxylacton auf, entsprechend der Formel

$$\begin{array}{c} CH_3 \quad OH \\ \diagdown\diagup \\ C \\ \diagup\diagdown \\ CH_2 \quad O \\ | \qquad | \\ CH_2—CO \end{array}$$

*) Liebig's Annalen 188, 217. **) ibid. 236, 225.

Alles was eingangs gegen die Spiegel'sche Hypothese aufgeführt wurde, spricht ebenso gegen die Bredt'sche Auffassung der Lävulinsäure.

Ob überhaupt derartige γ-Hydroxylactone existiren können, ist fraglich; mindestens ist die Existenz eines solchen noch in keinem einzigen Falle mit zwingenden Gründen dargethan worden.

Es kann zwar angesichts der neueren Versuche Bredt's*) nicht mehr bezweifelt werden, dass das Acetylderivat der Lävulinsäure eine analoge Constitution hat, wie das Product der Vereinigung von Chlorwasserstoff mit Angelicalacton**) und wie die sogenannte Cyanlävulinsäure***), dass es sohin als ein substituirtes Valerolacton aufzufassen ist. Die Constitution dieser Derivate kann aber nicht ohne weiteres massgebend sein für die Säure selbst, da diese sich denn doch in vieler Beziehung unzweifelhaft wie eine wahre Ketonsäure verhält, auch wie nachstehend gezeigt werden soll, Bildung und Verhalten jener Derivate aus der gebräuchlichen Ketonsäureformel theils ebensogut, theils besser erklärt wird als aus der Bredt'schen Formel.

Von den schon früher für die Lactonnatur aufgeführten Gründen hat Bredt in seiner letzten Mittheilung†) über diesen Gegenstand die folgenden Reactionen als Hauptbeweise nochmals ganz besonders hervorgehoben, nämlich:

1. Die Entstehung der Lävulinsäure aus α-Angelicalacton unter Aufnahme von Wasser;

2. Die Bildung der Lävulinsäure aus γ-Methylglutolactonsäure mittelst concentrirter Schwefelsäure.

3. Die Umwandlung in ein beständiges und nicht saures Acetylderivat mittelst Essigsäureanhydrid.

Dazu macht Bredt als bestätigendes Ergebniss seiner neuesten Versuche

4. die Uebereinstimmung im Verhalten gegen Phenylhydrazin zwischen Acetyllävulinsäure und Aldehyddiacetaten geltend.

Den letzten Punkt habe ich in einer Notiz über die Phenylhydrazinderivate der Lävulinsäure††) besonders besprochen; ich habe dort gezeigt, dass aus Bildung, Zusammensetzung und Verhalten dieser Derivate ein Grund gegen die gebräuchliche Ketonsäureformel der Lävulinsäure nicht abgeleitet werden kann. Es bleiben mir hier also noch die drei erst erwähnten Reactionen zu erörtern.

---

*) Liebig's Annalen 256, 314. **) Wolff, Liebig's Annalen 229, 271. ***) Block, Kreckeler und Tollens, ibid. 238, 298. †) ibid. 258, 314. ††) ibid. 267, 106.

1. Den Uebergang des Angelicalactons in Lävulinsäure stellt sich Bredt derart vor, dass die Elemente des Wassers von dem ungesättigten Kohlenwasserstoffradical der Angelicasäure aufgenommen würden, während die Lactonbindung erhalten bliebe, entsprechend der Gleichung:

$$\begin{array}{ccccccc}
\begin{array}{ll} CH_3-C & \\ \;\;/\;\;\backslash & \\ O \quad CH & \\ | \quad\;\; | & \\ CO-CH_2 & \end{array}
& + &
\begin{array}{c} O-H \\ | \\ H \end{array}
& = &
\begin{array}{ll} CH_3-COH & \\ \;\;\wedge & \\ O \quad CH_2 & \\ | \quad\;\; | & \\ CO-CH_2 & \end{array} & .
\end{array}$$

Diese Vorstellung nimmt einen ganz ungewöhnlichen chemischen Vorgang an, für den kaum eine Analogie beizubringen sein dürfte. Die Verbindungen mit ungesättigten Kohlenwasserstoffradicalen pflegen zwar Halogene, Halogenwasserstoff, wohl auch andere Säuren zu addiren, dass sie aber bei gewöhnlicher Temperatur und ohne Mitwirkung irgend eines andern Agens Wasser, blosses Wasser aufnehmen, dürfte ohne Beispiel sein.

Es wird daher sehr viel wahrscheinlicher, dass die Bildung von Lävulinsäure aus Angelicalacton, worauf auch schon von anderer Seite hingewiesen wurde*), nichts anderes ist als der Uebergang von Lacton in Oxysäure; die so entstehende γ-Hydroxysäure lagert sich dann nach der so vielfach bewährten Erlenmeyer'schen Regel in die Ketonsäure um:

$$\begin{array}{ccccccccc}
\begin{array}{l} CH_3-C \\ \quad\;\;\backslash \\ CH \quad O \\ | \qquad | \\ CH_2-CO \end{array}
& + &
\begin{array}{c} OH \\ | \\ H \end{array}
& = &
\begin{array}{l} CH_3-C-OH \\ \\ CH \qquad OH \\ | \qquad\quad | \\ CH_2-CO \end{array}
& = &
\begin{array}{l} CH_3-CO \\ \\ CH_2 \quad OH \\ | \qquad\; | \\ CH_2-CO \end{array} & .
\end{array}$$

Die Bildung von Lävulinsäure aus Angelicalacton kann also keinen Grund abgeben, die Lävulinsäure als ein Hydroxylacton anzusehen.

2. Für die Bildung der Lävulinsäure aus Methylglutolactonsäure stellt Bredt**) die Gleichung auf

$$\begin{array}{ccccc}
\begin{array}{l} CH_3-C-CH_2-CH_2 \\ \qquad\;\wedge \qquad\quad | \\ HOCO \;\; O \; - \; CO \end{array}
& = &
\begin{array}{l} CH_3-C-CH_2-CH_2 \\ \qquad\;\wedge \qquad\quad | \\ HO \;\; O \; - \; CO \end{array}
& + & CO,
\end{array}$$

wonach das Carboxyl der Säure einfach Kohlenoxyd abspalten und das Hydroxyl zurücklassen würde. Das wäre aber wiederum eine sehr ungewöhnliche Reaction.

Wenn Michael hierzu bemerkt***), dass das vom Carbonyl getrennte Hydroxyl

*) Wolff L. A. 229, 280; Michael, J. f. pr. Ch. (2) 44. 124. **) A. a. O. 314.
***) Z. f. pr. Ch. (2) 44, 124.

im Entstehungszustande wie Wasser auf das Lacton einwirken und so Lävulinsäure erzeugen könne, entsprechend der Gleichung

$$\begin{array}{lcl} \quad\; CH_3-C-CH_2-CH_2 & & CH_3-C-CH_2-CH_2 \\ \qquad\quad\;\; \wedge \qquad\quad\; | & = & \qquad\;\; \wedge \qquad\quad | \\ HO + \quad O \;-\; CO & & HO \;\; O \;-\; CO, \end{array}$$

so mag die Möglichkeit eines solchen Vorganges dahingestellt bleiben, denn die Hauptsache scheint mir zu erklären, warum die Methylglutolactonsäure jene Zersetzung erleidet. Es ist denn doch nichts weniger als gewöhnlich, dass Carbonsäuren oder Lactonsäuren bei Einwirkung von Schwefelsäure einfach Kohlenoxyd verlieren. So verhalten sich nur die α-Hydroxysäuren; für diese ist es allerdings eine charakteristische Reaction, dass sie beim Erwärmen mit Schwefelsäure Ameisensäure oder deren Zersetzungsproducte Kohlenoxyd und Wasser abspalten, während ihr mit Hydroxyl verbundenes α-Kohlenstoffatom in Carbonyl übergeht.

Da nun die Methylglutolactonsäure das Anhydrid einer α-Hydroxysäure ist, und jene Spaltung ganz der Umsetzung entspricht, welche die α-Hydroxysäuren unter gleichen Umständen zu erfahren pflegen, so darf man als höchst wahrscheinlich, ja als sicher voraussetzen, dass die Lactonsäure gar nicht als solche, sondern hydratisirt, d. h. als Methylhydroxyglutarsäure in die Hauptreaction eintritt und dabei, wie andere α-Hydroxysäuren, eine Carbonylverbindung, in unserem Falle also eine Ketonsäurn liefert, entsprechend der Gleichung

$$\begin{array}{lcll} CH_3-C-COOH & & CH_3-C=O & + HCOOH \\ \quad\;\; \wedge & & & \\ CH_2 \;\; OH & = & CH_2 & \\ | & & | & \\ CH_2-COOH & & CH_2-COOH. & \end{array}$$

Damit in bester Uebereinstimmung steht die Bildung des Cyanvalerolactons aus Lävulinsäure und Cyanwasserstoff; dieselbe erscheint zwar nicht ausschliesslich als Addition, da auch Wasser abgespalten wird, es kann jedoch keinem Zweifel unterliegen, dass der Wasserabspaltung die Addition von Cyanwasserstoff voraufgeht:

$$\begin{array}{lcccccc} CH_3-CO & & CN & & CH_3-C-CN & & CH_3-C-CN \\ \quad / & & | & & \quad\;\; \wedge & & \quad\;\; \wedge \\ CH_2 & + & H & = & CH_2 \;\; OH & = & CH_2 \;\; O \; + \; OH \\ | & & & & | & & | \qquad | \qquad\;\; | \\ CH_2-COOH & & & & CH_2-COOH & & CH_2-CO \quad H \end{array}$$

Von einer Addition der Blausäure an Lactone oder Hydroxylactone weiss man aber nichts; dagegen ist diese Reaction charakteristisch für das Carbonyl der Alde-

hyde, Ketone, Ketonsäuren; es ist denn auch Bredt*) selbst nicht entgangen, dass diese Blausäureaddition mit seiner Auffassung der Lävulinsäure in Widerspruch steht.

In Summa die Ueberführung von Lävulinsäure in Methylglutolactonsäure und ihre Wiederabspaltung aus dieser erklären sich aus der Ketonsäurenatur der Lävulinsäure vollkommen ungezwungen, während sie als ungewöhnliche und seltsame Vorgänge erscheinen würden, wenn die Lävulinsäure ein Hydroxylacton wäre.

3. Veranlassung und Hauptstütze der Bredt'schen Hydroxylactonformel ist die Bildung einer beständigen Acetylverbindung aus Lävulinsäure und Essigsäureanhydrid, welchen Vorgang Bredt als einfachen Austausch des Hydroxylwasserstoffs gegen Acetyl auffasst:

```
CH3—C—OH         COCH3          H            CH3—C—OCOCH3
    /\            |             |                /\
 CH2  O     +     O      =      O      +      CH2  O
 |    |           |             |              |    |
 CH2—CO         COCH3         COCH3           CH2—CO
```

Dass der Vorgang in dieser einfachen Weise verlaufe, wird höchst unwahrscheinlich, wenn man damit das Verhalten der Lävulinsäure gegen Acetylchlorid zusammenhält. Der Austausch des Hydroxylwasserstoffs gegen Acetyl sollte hier noch leichter erfolgen, man erhält aber, wie Bredt selbst nachgewiesen und ausdrücklich hervorgehoben hat**), kein Acetoxyvalerolacton, sondern Chlorvalerolacton.

Michael***) will diese Reactionen dahin erklären, dass hier in erster Linie additionelle Verbindungen entständen, Analoga der aus Aldehyden mit Säureanhydriden oder -chloriden entstehenden Alkylidendiacetate oder -chloracetate, die weiterhin durch Abspaltung von Essigsäure in Acetoxy- bezw. Chlorvalerolacton übergehen würden.

Abgesehen von der Unwahrscheinlichkeit der supponirten Additionen, auf die schon Bredt†) aufmerksam gemacht hat, scheint mir auch die Umsetzung, der Michael die Bildung des Chlorvalerolactons zuschreiben will, ganz undenkbar. Denn da in dem von Michael vorausgesetzten Product der Vereinigung von Chloracetyl und Lävulinsäure

```
CH3—C—Cl
    /\
 CH2  OCOCH3
 |
 CH2—COOH
```

*) Liebig's Annalen 236, 227. **) ibid. 256, 335. ***) Journ. f. pr. Ch. (2) 37, 480. 44, 127.
†) A. a. O. 256, 336.

das Chlor und das Acetoxyl in vollkommen gleichheitlicher γ-Beziehung zu dem Carboxyl stehen, so ist durchaus nicht einzusehen, warum das Chlor trotz seiner unzweifelhaft grösseren Anziehung den Wasserstoff des Carboxyls dem Acetoxyl überlassen sollte, statt nach seiner sonstigen Gepflogenheit mit dem Wasserstoff abzufahren und das Acetoxyl zurückzulassen.

Die Erklärung dieser Vorgänge wird, wie mir scheint, sehr einfach, wenn man dieselbe, absehend von allen aussergewöhnlichen und *ad hoc* erdachten Reactionen, lediglich aus dem gewöhnlichen Verhalten der in Betracht kommenden Körper und aus feststehenden Thatsachen ableitet.

Die Lävulinsäure spaltet leicht Wasser ab, um in ein ungesättigtes Lacton überzugehen. Unter der Einwirkung wasserentziehender Substanzen wie Essigsäureanhydrid oder -chlorid wird sie sich also in Angelicalacton verwandeln, während das Anhydrid in Säurehydrat, das Chlorid in Chlorwasserstoff und Essigsäure übergeht. Angelicalacton verbindet sich aber mit Chlorwasserstoff nach Wolff*) zu Chlorvalerolacton und mit Essigsäure, wie Bredt**) gezeigt hat, zu der sogenannten Acetyllävulinsäure. Dass ein Körper mit ungesättigtem Kohlenwasserstoffradical Chlorwasserstoff aufnimmt, bedarf keiner weiteren Erklärung. Ob die Addition der Essigsäure mit der Anlagerung von Chlorwasserstoff in eine Kategorie gehört, mag dahingestellt bleiben; sie könnte auch analog der Einwirkung des Wassers, die schon oben besprochen wurde, verlaufen. Jedenfalls steht die Thatsache ausser Zweifel und so wird nicht nur der Uebergang der Ketonsäure in substituirte Lactone, sondern auch die Verschiedenheit der Einwirkung von Acetylchlorid und Essigsäureanhydrid ohne jegliche hypothetische Voraussetzung in einfacher Weise erklärt.

Ich glaube damit dargethan zu haben, dass das chemische Verhalten der Lävulinsäure das einer wahren Ketonsäure ist und keinen Grund bietet, diese Säure als ein Hydroxylacton aufzufassen.

*) Liebig's Annalen 229, 249. **) A. a. O. 256, 322.

[Aus dem anatomischen Institut zu Halle.]

Der Plexus lumbosacralis des Menschen.

Von

Dr. P. Eisler.

Mit Taf. III—V und einer Zinkographie



Kann sich oft der Fortschritt in der Wissenschaft nur durch einen Umsturz bestehender Anschauungen vollziehen, so gibt sich doch vielleicht ebenso oft die Gelegenheit zu friedlicherer Lösung schwebender Fragen. Unter Umständen hilft die Gunst des Zufalls, auf einem alten, verlassenen Pfade doch noch einen lohnenden Ausblick zu entdecken, der die vorher gesehenen Einzelbilder zu einem zusammenhängenden Ganzen vereinigt. So danke ich zum Theil dem glücklichen Zufall die Gewinnung eines Standpunktes, der mir ermöglicht, unter sich abweichende Angaben einer ganzen Reihe gewissenhafter Forscher über dasselbe Objekt mit einander in Einklang zu bringen.

Der Bau des Plexus lumbosacralis gehört zu den Kapiteln in der menschlichen Anatomie, die im allgemeinen als abgeschlossen betrachtet wurden trotz mancher Unklarheit im einzelnen, bis in den letzten Jahren die Arbeiten von Paterson*), Potocki**) und Asp***) theils neue Gesichtspunkte für die Betrachtung lieferten, theils altes richtig zu stellen suchten, hin und wieder freilich nur, um die bereits bestehenden Widersprüche noch zu verschärfen. Besonderen Werth für mich gewannen nur die Beobachtungen des erstgenannten; sie gaben überhaupt die Veranlassung, auch meinerseits noch einmal an die Untersuchung dieses Gegenstandes heranzutreten. Denn nach der Präparation des viel einfacher gebauten Plexus lumbosacralis eines Gorilla musste ich die Resultate Patersons in mancher Hinsicht anzweifeln. Potocki soll

---

*) Paterson, Morphology of the sacral plexus in man, und: The limb plexuses of mammals, Journ. of anat. and physiol. XXI. Ferner: The position of the mammalian limb etc. Ibid. XXIII.

**) Potocki, Der Plex. lumbosacral. und seine Beziehungen zu den Nerven der unteren Extrem. etc. Petersburg 1887, Diss. Russisch.

***) Asp, Studier ofver plexus sacralis. Commentat. variae in mem. actor. CCL annor. edidit Univ. Helsingfors. 1890. — Ich habe davon nur das Referat Fürsts, Jahr.-Ber. f. Anat. etc. von Hermann-Schwalbe 1891, S. 312 verwendet.

nach dem nur allgemein gehaltenen Referat Hoyers (Hermann-Schwalbes Jahr.-Ber. der Anat. etc. 1888) viel neues beibringen, konnte aber, da seine Dissertation nur russisch veröffentlicht ist, nicht berücksichtigt werden, und nur wenig mehr vermochte ich die (dänische) Abhandlung von Asp zu benutzen.

Das Ziel, das ich mir anfangs gesteckt hatte, die Patersonschen Angaben zu kontroliren, verschob sich aber mit der wachsenden Menge des gesammelten Materials, und nachdem im Laufe eines Jahres im ganzen 127 Plexus durch meine Hände gegangen, glaube ich jetzt die thatsächlichen Ergebnisse meiner Präparationen nicht nur als einen Nachtrag zu allen bisher vorhandenen Bearbeitungen unseres Themas ansehen zu dürfen, sondern auch die Berechtigung erlangt zu haben zu einem Versuche, zwischen den bestehenden Widersprüchen zu vermitteln. Wie bei jeder Vermittlung so wird natürlich auch hier die eine oder andere der Parteien sich gelegentlichen kleinen Einschränkungen unterziehen müssen.

Aber auch für die Schlüsse, die ich aus den Thatsachen ziehe, hoffe ich genügendes Beweismaterial beizubringen. Mit der Masse der Bilder vergrössert sich zwar die Mannigfaltigkeit in Einzelheiten, andrerseits jedoch nimmt die Wahrscheinlichkeit zu, das leitende Prinzip in der Konstruktion des ganzen herauszufinden.

Für eine statistische Verwertung ist die Zahl immer noch recht klein, aber doch schon verwendbar. — Periphere Verhältnisse wurden, da es sich vor allem um die Anatomie des Plexus handelte, nur soweit als nöthig berücksichtigt.

Meine Literatur habe ich auf die jetzt gebräuchlichen Lehr- und Handbücher beschränkt, die ja zum Theil die älteren Autoren citiren, also: Luschka, Anatomie des Menschen II, 2, 1864, Henle, Handbuch der Anatomie III, 1871, Krause, Handbuch der menschl. Anatomie 1879, Krause, Anatomische Varietäten etc. 1880, Schwalbe, Lehrbuch der Anatomie II, 2, 1881, Hyrtl, Lehrbuch der Anat. 1882, Pansch, Grundriss d Anat. des Menschen 1886, Gegenbaur, Lehrbuch der Anat. d. Menschen 1890, Langer-Toldt, Lehrbuch 1890, Henle-Merckel, Anatomischer Atlas.

Die beiden kurzen frühern Mittheilungen über meine Resultate*) erfahren bei dieser Gelegenheit noch manche Erweiterungen, aber auch Verbesserungen, wie sie eben durch die grössere Anzahl von Objekten möglich und nöthig wurden.

Hinsichtlich des Materials ist zu bemerken, dass, wo immer es ausgeführt werden konnte, beide Seiten einer Leiche untersucht wurden. Nur bei den ersten

*) Anatom. Anzeiger 1891, No. I u. 10. — Verhandlungen der 64. Versamml. deutscher Naturforscher und Aerzte 1891, II, 9. Abteilung.

Präparaten, durchgetheilten Spiritusleichen, gelang es manchmal nicht mehr, die zugehörige andere Hälfte zu finden. Die Mehrzahl der Plexus wurde nach einfacher Bloslegung und Markirung der einzelnen Nerven aus der Leiche herausgenommen und entweder gleich in dünnem Spiritus bis zur Präparation aufgehoben oder erst noch über einige Tage oberflächlich mazerirt. Die Bearbeitung wurde in allen diesen Fällen mit dem Messer ausgeführt und zwar stets unter Wasser, denn nur so ist es möglich, die Nervenstränge aufzufasern und auch die feinsten Fädchen von der Bindegewebshülle zu befreien. Zum Schluss fertigte ich eine Skizze sowohl von Vorder- wie Hinterfläche des mehr oder weniger aufgelösten Plexus in natürlicher Grösse an, wenn nicht einfache Wiederholungen früherer Bilder vorlagen. Die beigefügten Figuren sind nach den Originalzeichnungen photographisch verkleinert.

I.

Ehe wir in die Betrachtung dez einzelnen Plexusnerven eintreten, bedürfen einige für die Auffassung des Plexus im allgemeinen wichtige Punkte der Erörterung. Vor allem ist noch ein Wort über die Theilbarkeit der Wurzeln des Plexus lumbosacralis zu sagen. Dass die Nervi tibialis und peroneus bis an den Plexus ischiadicus von einander getrennt werden können, und dass dafür Fälle, in denen ein Theil des Plexus durch den M. pyriformis geht, besonders günstig sind, ist ja eine schon früher gemachte Beobachtung. Das Verdienst Patersons besteht darin, dass er, ausgehend von solchen natürlich gespaltenen Plexus, auch die Theilbarkeit der Wurzeln des Plexus ischiadicus und damit die Möglichkeit nachwies, die Nerven der distalen Extremität wie die der proximalen auf eine dorsale bezw. ventrale Schicht des Plexus zurückzuführen. Danach ist also der Tibialis der Hauptnerv der ventralen, der Peroneus derjenige der dorsalen Plexusabtheilung. Patersons Entdeckung beschränkt sich zunächst auf den Plexus ischiadicus und die Wahrheit seiner Angaben lässt sich ohne besondere Mühe in der grossen Mehrzahl der Fälle sowohl bei natürlicher als künstlicher Spaltung des Plexus kontroliren. Das Messer des Präparators dringt ohne Schwierigkeit an normalen Plexus bis mindestens zum Ende des distalen Drittels in die Zuschussportion aus dem 4. Lendennerven, in den 5. Lenden- und 1. Sakralnerven vor, in der zweiten noch etwas weiter, während am 3. Sakralnerven die Darstellung eines dorsalen und ventralen Truncus meist nicht mehr möglich ist oder doch der dorsale Truncus auf ein geringes Bündel reduzirt erscheint. Noch weiter distal hört solche Trennbarkeit überhaupt auf. Obwohl nun aber die Theilbarkeit des Plexus ischiadicus als feststehende Thatsache zu betrachten und dementsprechend

förderhin zu berücksichtigen ist, wird man sie doch nicht immer leicht demonstriren können: denn es gibt auch Fälle, in denen sich schon zwischen den Anfängen des geschlossenen Peroneo-Tibialis Bündel hinüber und herüber durcheinander flechten, sodass eine Trennung ohne Gewalt nicht zu erreichen ist. Wie weit solche kleine Unregelmässigkeiten in Zusammenhang mit Verschiebungen in der Abgabe peripherer Aeste stehen, vermag ich für die distale Extremität noch nicht auszusagen, vermute es aber, da mir analoge secundäre Verbindungen zwischen ventralem und dorsalem Plexusabschnitt im Plexus brachialis vorgekommen sind, wo ich dann peripher scheinbar abnorme Muskelinnervation fand.

An Plexus, deren Ischiadicus z. B. bei Operationsübungen kurz unterhalb des Foramen ischiadicum mai. abgeschnitten worden, hat mir hin und wieder eine kleine Arterie (*A. comes superior*) rasch den Weg zwischen die beiden Hauptnerven und damit zwischen die Plexushälften gezeigt. Sie stammt entweder aus der A. pudenda communis bei geringer Entwicklung der A. glutaea inferior, oder aus dieser letztern und bohrt sich dorsal etwa in die Spitze des grossen Plexusdreiecks, begleitet von zwei kleinen Venen, ein. An Präparaten mit langem Ischiadicus ist selbstverständlich diese Hilfe entbehrlich.

Wir können nun das Hauptresultat Patersons für den sakralen Theil des Beinnervengeflechts recht wohl annehmen, ohne zu gleichem gegenüber seiner Ansicht bezüglich des lumbaren Theils verpflichtet zu sein. Denn hier hat sich der englische Autor durch die bekannte, bequem darzustellende Abspaltung des N. obturatorius vom Cruralis bestimmen lassen, den N. obturatorius als ventrale, den N. cruralis mit den verschiedenen Haut- und Muskelästen als dorsale Abtheilung des Plexus lumbaris zu betrachten. So würde also für den ganzen Plexus lumbosacralis die ventrale Schicht in der Hauptsache aus Obturatorius und Tibialis, die dorsale aus Cruralis und Peroneus bestehen, wie das Gegenbaur auch in sein Lehrbuch aufgenommen hat. Dagegen ist aber zu bemerken, dass der N. obturatorius keineswegs der einzige ventrale Nerv des Plexus lumbaris ist. Vielmehr verlaufen im sog. Cruralis noch eine Anzahl ventraler Nerven, die sich als solche durch ihr Verbreitungsgebiet schon genügend charakterisiren. Das sind: ein Theil des N. genitocruralis, der N. cutaneus femoris internus (medialis), der Nerv für den M. pectineus, der N. saphenus magnus und der oft vorhandene N. obturatorius accessorius. Zur Motivirung folgendes.

Von Payer und W. Krause ist nach Untersuchungen an der proximalen Extremität der Satz aufgestellt worden, dass die Muskeln im allgemeinen ihre Nervenfasern aus denselben Spinalnerven erhalten, wie die über ihnen und ihren Sehnen

gelegenen Hautstellen. Schwalbe macht hierzu die im ganzen berechtigte Anmerkung, im speziellen seien mannigfache Ausnahmen dieser Regel hervorzuheben, anerkennt aber bestimmte Wechselbeziehungen zwischen den motorischen und sensibelen Innervationsgebieten, indem er die Regel selbst bestehen lässt. Für diese Beziehungen gilt noch ein andres, etwas weiter gefasstes Gesetz, welches noch vor das Payer-Krause'sche zu stellen und etwa so zu formuliren wäre: „An den Extremitäten gehört die Haut über Muskelgruppen, die von dorsalen Plexusderivaten innervirt werden, ebenfalls dem dorsalen Innervationsgebiet an und *vice versa* Haut über ventralen Muskeln ventralen Nerven.“ Ich weiss nicht, ob ein derartiges Grundgesetz schon früher ausgesprochen ist; in den Schlüssen, die Paterson aus seinen vergleichenden Untersuchungen über den Plexus lumbosacralis zieht, kann man es wohl zwischen den Zeilen lesen, aber er wendet es weder im Plexus lumbaris noch im Plexus ischiadicus an. Scheinbare Ausnahmen bestehen einmal an den Grenzen zwischen dorsalem und ventralem Innervationsgebiet, bezw. ursprünglich dorsaler und ventraler Fläche, ferner an den distalen Enden der Extremitäten. Längs der Grenzlinien kommt es vielfach zu Anastomosen zwischen ventralen und dorsalen Hautnerven, an den Enden der Extremitäten greifen die ventralen Nerven mehr oder weniger in das dorsale Gebiet hinüber. Zu dem letztern Punkt mag vorläufig nur bemerkt sein, weil eine eingehendere Behandlung dieser Abweichung uns auf ein ganz andres Thema führen würde, dass meiner Ueberzeugung nach die Veranlassung zu derartigen Uebergriffen in den eigenthümlichen Formungsprocessen, die an den distalen Enden der Extremitäten vor sich gegangen sind, zu suchen ist. Für die proximalen Abschnitte der Extremitäten ist das Gesetz jedenfalls zu beweisen. Die Grenze zwischen ventralen und dorsalen Muskeln an der Vorderfläche des menschlichen Oberschenkels lässt sich durch eine Linie, die man etwa längs dem Sartorius zum Medialrand der Patella zieht, ausdrücken; was an Haut lateral davon liegt, wird von dorsalen, was medial liegt, von ventralen Derivaten des Plexus lumbaris versorgt. Ich werde bei den einzelnen Nerven noch einmal auf ihre Zugehörigkeit zur einen oder andern Gruppe zurückkommen. Hier möchte ich nur noch hervorheben, dass der N. obturatorius nur ein Theil der Ventralportion des Plexus lumbaris ist, dass aber eine Trennung der dorsalen und ventralen Plexushälfte wie im Beckenabschnitt selbst unter günstigsten Umständen nur unvollkommen durchgeführt werden kann.

Auf einen zweiten Punkt, der für die Resultate dieser Arbeit die grösste Bedeutung gewinnen sollte, wurde meine Aufmerksamkeit gleich im Beginn der Untersuchung hingelenkt. Es traten mir nämlich am Uebergange des Plexus lumbaris in

den Plexus sacralis — von einer Grenze zwischen diesen zwei Abtheilungen des Plexus lumbosacralis kann man füglich nicht sprechen — eigenthümliche Abweichungen von dem normalen Verhalten der hier gelegenen Nerven entgegen, welche ich in der menschlich-anatomischen Literatur nirgends verzeichnet fand. Allerdings gedenkt Henle in einer kleinen und versteckten Anmerkung (S. 525) eines Präparates der Göttinger Sammlung, in welchem der Verbindungsstrang zwischen viertem und fünften Lendennerven fehlt, also Plexus lumbaris und sacralis vollständig von einander geschieden sind. Aber dies Präparat stammt nicht von Henle selbst, sonst würde es nicht so aussehen; wir können vielmehr mit aller Bestimmtheit behaupten, dass diese Trennung ein Kunstprodukt, hergestellt von einem unvorsichtigen Präparator, und als solches gänzlich wertlos ist. Denn ich stehe, wenigstens zum Theil, auf dem Standpunkte Rosenbergs und Fürbringers*), die die Plexusbildung als Folge der aktiven Wanderung des Extremitätengürtels auffassen. Und danach ist es einfach unmöglich, dass zwischen den Nerven einer Extremität, die nach dem Verlassen der Wirbelsäule immer und überall sich durch die gerade für sie charakteristische Ansabildung unter einander verbinden, plötzlich einmal ein Spalt auftreten sollte.

Ganz abgesehen aber zunächst von wirklichen Anomalien an dieser Stelle werden Jedem, der die einzelnen Angaben über das Verbindungsbündel zwischen viertem und fünften Lendennerven an normalen Plexus zusammenstellt, Widersprüche nicht nur zwischen den verschiedenen Autoren, sondern auch in einem und demselben Werke auffallen. So lässt Luschka „in Uebereinstimmung mit der Abbildung J. L. Fischers“ $^2/_3$, S. 177 jedoch nur die Hälfte, Sappey (Hirschfeld und Leveillé) etwa $^1/_3$, Henle Fig. 286 (nach Schmidt) und Fig. 290 weniger, Fig. 287 jedoch bedeutend mehr als die Hälfte, Hyrtl den grössten, Gegenbaur den kleinern Theil, Pansch die Hälfte, Schwalbe S. 945 den grössern, S. 960 den kleinern Theil des 4. Lendennerven zur Bildung des sog. Truncus lumbosacralis beitragen. Merkwürdigerweise sind diese Differenzen noch Niemandem aufgefallen, oder man hat wenigstens noch nicht versucht, eine Erklärung dafür zu finden. Beobachtungsfehler können diesen schwankenden und unbestimmten Angaben nicht wohl zu Grunde liegen. Und in der That verfüge ich über eine Serie normaler Plexus, in denen die Zuschussportion von $^1/_{20}$ der Stärke des Vorderastes des 4. Lumbarnerven allmählich um kleine Bruchtheile bis auf $^9/_{10}$ ansteigt. Durch dieses Faktum werden alle Differenzen, die in Folge von zu kurzen Beobachtungsreihen entstehen mussten, beseitigt.

---

*) Morphol. Jahrb. I, Zur vergl. Anat. der Schultermuskeln.

Da auch das absteigende Bündel vom 4. Lendennerv sich am distalen Ende in dorsale und ventrale Portion aufspalten lässt, wie die übrigen Wurzeln des Plexus ischiadicus, wurden Vergleiche hinsichtlich der Stärke der beiden Portionen angestellt. Sie ergaben jedoch insofern ein negatives Resultat, als bald die dorsale, bald die ventrale Portion mehr Fasern enthielt. — Nicht selten kommt es gar nicht zur Bildung eines typischen Truncus lumbosacralis, sondern der Zuschuss aus dem Plexus lumbaris trifft erst am Plexus ischiadicus mit dem 5. Lendennerven zusammen.

Neben diesen nur in der Stärke der Verbindungsportion verschiedenen, im Ganzen jedoch noch dem bisher allein bekannten Normaltypus des Plexus lumbosacralis einzuordnenden Formen treffen wir aber auch noch solche, die ganz augenfällig von der Norm abweichen. Durch v. Jhering*) ist die Bezeichnung „N. furcalis" für denjenigen Spinalnerven eingeführt worden, der je einen Ast an den N. obturatorius, Cruralis und Ischiadicus schickt. Er findet diesen Nerven bei allen Wirbeltieren wieder — beim Menschen ist es der 4. Lumbarnerv — und hält ihn für eine so konstante Bildung, dass er ihn als Ausgangspunkt für seine Untersuchung über die Wirbelsäule**) nimmt. Alle proximal zum N. furcalis gelegenen Spinalnerven werden als präfurkale, die distal darauf folgenden als postfurkale unterschieden. In seiner ganzen Untersuchung von Vertretern der Primaten stösst ihm nur einmal, und zwar bei einem Gorilla, ein Befund auf, der „in scheinbarem Widerspruch mit seiner Bestimmung des N. lumbalis IV als N. furcalis steht" (l. c. pag. 205). Vom ersten postfurkalen Nerven, der als solcher die erste ganze Wurzel des N. ischiadicus bilden soll, geht eine Anastomose an den N. obturatorius, während der 4. Lumbarnerv regulär ein Bündel in den Plexus sacralis schickt. V. Jhering hält nun „diese Anastomose für eine Abnormität, welche bei dem Menschen und den übrigen anthropoiden Affen, soweit bekannt, nicht angetroffen wird, und für welche die bei den Amphibien bestehenden Verhältnisse uns den Schlüssel liefern. Dort wird nämlich die Anastomose ganz allgemein angetroffen, oder sie fehlt wenigstens nur selten. Bei den Säugethieren fehlt sie oder tritt doch nur in seltenen Fällen noch auf als atavistischer Rückschlag." Vernachlässigen wir vorläufig diese Deutung, so giebt uns eine solche „Abnormität" zunächst jedenfalls ein Beispiel dafür, dass der N. furculis doch wohl nicht allen Anforderungen, die man nach v. Jhering an ihn stellen muss, gerecht zu werden vermag. Und weitere derartige Beispiele liefert mein Untersuchungsmaterial vom Menschen nicht weniger als 22, also etwas über 18 Prozent.

*) Ueber den Begriff der Segmente bei Wirbelthieren etc. Centralbl. f. d. mediz. Wissensch. 1878. Nr. 9.

**) Das peripherische Nervensystem der Wirbelthiere etc. Leipzig. 1878.

1. Bei dreien dieser abnormen Plexus ist nicht der 4., sondern der 5. Lumbarnerv der N. furcalis, denn er spaltet sich in eine stärkste Portion, die herab in den Plexus sacralis verläuft, während der Rest, etwa ein Sechstel, zum grösseren Theil sich in den Cruralis, zum kleineren in den Obturatorius begiebt (Taf. III, Fig. 10).

2. In zwei weiteren Fällen bleibt das Bild im grossen Ganzen das Gleiche, nur springt von dem 4. Lendennerven zu der Wurzel des Cruralis aus dem fünften eine dünne, lateralwärts konvexe Schlinge herüber, die allem Anscheine nach Fasern in die erste Wurzel des N. ischiadicus führt (Fig. 12, 24). Die Spezialuntersuchung gestattet, diese Plexus der vorhergeschilderten Form anzuschliessen, wenigstens für die Beschreibung der Plexusderivate, wie ich es im folgenden durchgängig gethan habe. Ihre morphologische Bedeutung jedoch beruht darauf, dass sie überleiten zu

3. einer Reihe von 14 Plexus, die in verschiedenen Varianten, wie sie durch die Fig. 16, 21—23, 27—30, 33, 34, 38 veranschaulicht werden, dass ausserordentlich charakteristische Bild eines doppelten N. furcalis zeigen, indem sowohl vom vierten als vom fünften Lumbarnerven sich Bündel an Cruralis, Obturatorius und Plexus ischiadicus verteilen.

Ganz gegen Schluss der Untersuchung fielen mir dann noch drei Plexus in die Hände, deren einer

4. aus dem normalen N. furcalis (N. lumb. IV) nur etwa ein Zehntel an den Cruralis sendet, während aus dem dritten Lendennerven eine zarte rückläufige Schlinge ganz in der Art wie sie unter 2. erwähnt ist, Fasern nach dem vierten Lumbarnerven und wahrscheinlich durch dessen starke absteigende Portion in den Ischiadicus bringt (Taf. IV, Fig. 17).

5. Die zwei andern bieten wiederum einen doppelten N. furcalis, ähnlich dem unter 3., nur dass hier sowohl aus dem vierten als dem dritten Lumbarnerven Bündel je an Cruralis, (Obturatorius) und Ischiadicus hervorgehen. Der eine dieser beiden Plexus stammte aus derselben Leiche wie 4. (Taf. IV, Fig. 18 u. 19).

Zwischen 3. und 4. würde sich die ganze Serie der „normalen“ Plexus einfügen.

Im Besonderen ist über die erstgeschilderte Form kaum etwas zu bemerken, denn der Zerfall des fünften Lendennerven in die typischen 3 Stränge geht ganz in derselben Weise vor sich, wie wir es etwa in einem normalen Plexus sehen, wenn vom N. lumb. IV der grösste Theil der Fasern zur Bildung des Truncus lumbosacralis entsendet wird. Das ganze erscheint nur um einen Wirbel weiter distal gerückt.

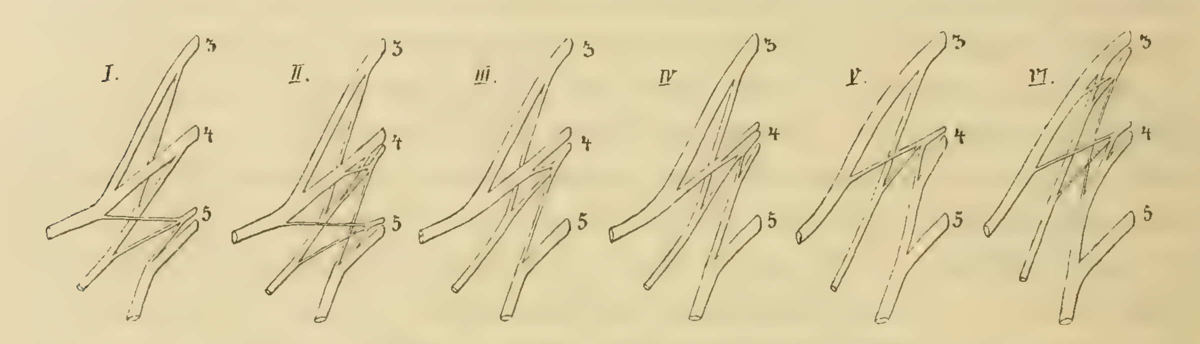
Bei doppeltem N. furcalis dagegen überkreuzen sich die auf- und absteigenden

Bündel in mehr oder minder komplizirter Weise, doch so, dass stets die aufsteigende, aus dem fünften bezw. dem vierten Lendennerven stammende Portion dorsal zu der aus dem N. lumb. IV bezw. III absteigenden orientirt ist. Der Zweig aus dem fünften Lumbarnerven an den N. obturatorius ist nicht immer vorhanden, andererseits aber kann sich auch noch ein Fädchen aus dem N. lumb. V an einen N. obturatorius accessorius begeben. Stets sind die sich überkreuzenden Bündel dünn, die ganze Verbindung von wechselnder Länge, die Ueberkreuzung bald weit auseinandergezogen, bald sehr spitzwinklig. In diesem letztern Falle schnürt das Bindegewebe die Bündel in die Gestalt eines schwachen Stranges zusammen, sodass die eigenthümliche Anomalie leicht übersehen werden kann, in jenem genügt schon eine geringe Unvorsichtigkeit bei der Präparation, um die zarten Fäden zu zerreissen oder durchzuschneiden. So dürfte auch wohl die Trennung der beiden Plexushälften in Göttingen entstanden sein.

Die dieser Arbeit beigefügten Bilder lassen erkennen, dass die absteigende Portion sich bei den Ueberkreuzungsformen wie sonst der normale Zuschuss an den Truncus lumbosacralis in einen ventralen und dorsalen Faden spaltet, deren jeder sich dem entsprechenden Truncus des fünften Lendennerven anschliesst. Es sind aber auch Fälle darunter, wo scheinbar nur ein ventrales Bündel herabsteigt (Fig. 27); für einige derselben vermute ich, dass die dorsalen Fasern in der Bahn des aufsteigenden Bündels verlaufen, ähnlich wie Fig. 23 es wenigstens für einen kleinen Theil zeigt; in andern ist mit Sicherheit der Uebergang dorsaler Fasern in den Plexus sacralis auszuschliessen, es besteht wie bei Fig. 18 und 27 nur ein schwacher absteigender Faden, der ganz in die ventrale Hälfte des Truncus lumbosacralis eingeht. — Die aufsteigende Portion zerfällt in ventrales und dorsales Bündel nur, wenn Fasern an den N. obturatorius und ev. an den N. obturatorius accessorius gelangen. Sonst zieht die Portion einfach geschlossen in den Distalrand des N. cruralis. Doch ist es mir auch hierbei wahrscheinlich, dass ventrale Elemente in den Cruralis übergeführt werden, nur wird ihre Darstellbarkeit verhindert durch die schon oben erwähnte Schwierigkeit bezw. Unmöglichkeit, den Cruralis rein in Dorsal- und Ventralabschnitt zu zerlegen.

Es bedarf nur geringer Geschicklichkeit, um die spinalen Wurzeln des Plexus nach der Abgabe ihrer Rami dorsales in gewöhnlich 2 grobe Bündel zu zerspalten, die aber noch nicht identisch sind mit den dorsalen und ventralen sekundären Trunci; letztere entstehen vielmehr erst, nachdem die ersteren sich wiederum mehr oder weniger untereinander verflochten haben. Von Interesse ist diese Theilung für uns nur an dem N. furcalis. Gleichgiltig, welche Gestalt der lumbosakrale Uebergang

zeigt, immer lässt sich aus dem als N. furcalis fungirenden Spinalnerven ein Bündel isoliren, an welchem noch speziell die charakteristische Dreiteilung zu erkennen ist, während sich das oder die danebenliegenden Bündel einfach entweder in den N. curalis oder in den Truncus lumbosacralis begeben. Die Lage dieses dreistrahligen Bündels



bleibt nicht überall die gleiche und mag durch die obenstehenden Figuren erläutert werden.*) Ist nämlich N. lumb. V der N. furcalis, so finden wir das Gabelbündel an seinem Proximalrand, bildet aber N. lumb. IV den N. furcalis mit nur geringem Zuschuss an den Plexus ischiadicus, so liegt das Bündel am Distalrand dieser Wurzel. Zwischen beiden Stadien vermitteln die Fälle mit doppeltem N. furcalis aus dem 4. und 5. Lendennerven, in denen diesen beiden je ein Gabelbündel zukommt. Nimmt der lumbosacrale Zuschuss aus dem normalen N. furcalis an Stärke zu, so rückt das Gabelbündel in die Mitte der 4. lumbaren Wurzel und erscheint da eingeschlossen von zwei einfachen Nervenbündeln, deren proximales in den Cruralis, deren distales dagegen in den Plexus ischiadicus geht. Zuletzt treffen wir es dann wieder am Proximalrand des 4. Lumbarnerven, bis neuerdings das Auftreten zweier Nn. furcales aus dem N. lumb. III u. IV das gleiche Bild wie die vorhergenannte Ueberkreuzung darbietet. — Die Verschiebung unsres Gabelbündels giebt also gewissermassen das Detail für das Proximalrücken des ganzen N. furcalis. Die Ueberkreuzungen doppelter Nn. furcales sind die Bindeglieder für diesen Vorgang und gewinnen dadurch noch erhöhten Wert, dass ich auch bei der Aufspaltung des normalen N. furcalis hin und wieder Bilder erhielt, die innerhalb dieser einen Wurzel die Ueberkreuzung zweier Gabelbündel illustriren. Es handelte sich dabei gewöhnlich um einen lumbosakralen Zuschuss, der etwa die Hälfte vom vierten Lumbarnerven betrug.

Für die Ansicht, dass die Ueberkreuzung zweier Nn. furcales als Mittelform

*) Ich bemerke ausdrücklich, dass die Figuren keine willkürlichen Konstruktionen sind, sondern nur vereinfachte Skizzen wirklicher Präparate.

zwischen Plexus mit normaler und solcher mit abnormer Lage des N. furcalis, darstellen, spricht einmal das gleichzeitige Vorkommen dieser Form der Plexusverbindung mit einem normalen N. furcalis aus N. lumb. IV, aber sehr dünnen lumbosacralen Zuschussbündel in derselben Leiche, in noch höherem Masse ein doppelter N. furcalis neben einer der unter 2. und 4. erwähnten Formen. Ausserdem aber wird uns die Betrachtung der einzelnen Plexusderivate noch Beweismaterial genug an die Hand geben, welches wir dann am Schlusse dieser Arbeit auf seinen Wert prüfen wollen. —

Der Einfachheit und Uebersichtlichkeit halber habe ich nun im folgenden fast durchweg zur Bezeichnung der Spinalnerven nur die auch sonst gebräuchlichen Chiffern D, L, S und C für dorsale, lumbare, sacrale und caudale Nerven gewählt. Zur Vermeidung von doppelten und dreifachen Bezeichnungen für bestimmte Nerven, wie sie nothwendig werden würden, wollte man bei 13 dorsalen und 5 lumbaren Wirbeln die Spinalnerven anders zählen als z. B. bei 12 dorsalen und 6 lumbaren, und zur Erleichterung der Vergleichung ist stets der 13. Dorsolumbar- (21. Spinal-) nerv mit L_1 und ebenso der 18. Dorsolumbar- (26. Spinal-) nerv mit S_1 signirt. Um die Ursprungsgebiete der einzelnen Plexusnerven auszudrücken, sind die Chiffern in Formeln zusammengestellt derart, dass die Ursprünge der Stärke nach in absteigender Reihe einander folgen; es bedeutet also z. B. N. glutaeus inferior aus S_1 L_5 S_2: der N. glut. inf. bezieht die meisten Fasern aus S_1, die wenigsten aus S_2. — Endlich ist der Ausdruck „N. furcalis" der Kürze halber beibehalten, jedoch ohne die tiefere Bedeutung, die v. Jhering ihm beilegt; als normaler N. furcalis gilt dabei der 4. Lendennerv. Die oben geschilderte Mittelform mit überkreuzten auf- und absteigenden Verbindungsbündeln soll dann den kurzen Namen „Ueberkreuzung" mit der Spezialisirung „aus L_4 und L_5" oder „aus L_3 und L_4" erhalten.

Wir werden diese Kürzungen wiederholt gebrauchen müssen, denn im Laufe der Untersuchung stellte sich heraus, dass die Form der Verbindung zwischen lumbarem und sacralem Theile des Plexus einen ganz bestimmten Anhalt bietet nicht nur für den Ursprung der einzelnen Plexusderivate, sondern auch für die Ausdehnung des Geflechts im allgemeinen sowohl, wie im speziellen des Geflechts für die untere Extremität proximal und distalwärts. Als letzten Spinalnerven, der noch an der Bilduug des Plexus ischiadicus theilnimmt, lassen die meisten jüngern Autoren S_3 gelten, die älteren dagegen S_2, nach Langer-Toldt betheiligt sich sogar S_4 noch und der letzte Beobachter Asp lässt gewöhnlich S_3 noch in Tibialis und N. cutaneus fem. posticus eingehen. Den N. cutaneus fem. post. können wir doch wohl nicht von dem Plexus ischiadicus abrechnen, wie es Paterson in seiner vergleichenden Unter-

suchung ausdrücklich, v. Jhering nach seinen Ausführungen auf pag. 212 augenscheinlich thut, denn die Beziehungen dieses Nerven zur Extremität sind doch ebenso innig und so wenig zweifelhaft als z. B. die des N. cutan. fem. lateralis, den Paterson allerdings auch ausschalten möchte.

Die Widersprüche in den Angaben über die distale Grenze des Plexus sucht v. Jhering dadurch zu erklären, dass sich S_3 zwar in der Regel, aber nicht ausnahmslos an der Innervation des Beines betheilige. Aber warum? Das ist doch nur eine Feststellung der Thatsache, Ursache und Veranlassung für solche Schwankungen bleiben unerörtert. Die Thatsache lässt sich nicht wegleugnen, denn unter meinen Präparaten finde ich sowohl solche, in denen aus S_3 sicher keine Fasern mehr in den Plexus ischiadicus gelangen, als andere, in denen ein Bündel aus S_4 den N. tibialis bilden hilft. Es gilt also auch hier zu vermitteln. S_4 ist stets von der Theilnahme ausgeschlossen bei normalem N. furcalis und bei Ueberkreuzung aus L_4 und L_5, dagegen wird S_2 letzter Plexusnerv in fast allen Fällen, wo mehr als zwei Drittel der Fasern von L_4 zur Bildung des Truncus lumbosacralis verwandt sind. Da nun die Mehrzahl der Plexus mit normalem N. furcalis, weniger als zwei Drittel aus L_4 in den Plexus sacralis übergehen lässt, werden wir gewöhnlich als letzte Wurzel des Plexus ischiadicus S_3 treffen.

Es muss also ein kausaler Zusammenhang zwischen der Form der Verbindung des lumbaren mit dem sacralen Plexusabschnitte und der distalen Verlängerung oder Verkürzung des ganzen Extremitätenplexus vorhanden sein. Doch wollen wir weitere Bemerkungen zu diesem Punkte für die Schlussbetrachtung zurückstellen. Dort soll auch versucht werden, die Frage zu beantworten, weshalb das proximale Ende des Plexus lumbosacralis scheinbar viel weniger Veränderungen unterworfen ist als das distale. Denn abgesehen von einem Falle, in dem L_1 sich nicht durch eine Ansa mit L_2 verband, war meist L_1 der erste Plexusnerv; D_{12} schickte verschiedentlich, aber ohne erkennbare Regelmässigkeit eine Anastomose zum N. ileohypogastricus. Nur sobald L_4 mehr als drei Viertel an den Plexus ischiadicus verliert, kann D_{12} wirklich in den Plexus für die Unterextremität eintreten und D_{11} ein Verstärkungsbündel an den Ileohypogastricus geben.

Bei fast allen Plexus wurde die stärkste Wurzel bestimmt. Nach Krause, Schwalbe, Vierordt (Anatomische etc. Tabellen 1888) ist dies der fünfte Lumbarnerv, Gegenbaur giebt dagegen S_1 an. Diese Notizen basiren auf Breitenmessungen in Millimetern, stehen aber schon gegenüber einer einfachen Abschätzung des Querschnitts an Wert weit zurück, wovon ich mich bald überzeugen musste. Dadurch,

dass L_5 über den Seitentheil des ersten Kreuzbeinwirbels, dem Knochen fest angepresst, herabsteigt, wird er meist stark abgeplattet, und diese Abflachung macht sich auch gegen das Intervertebralloch noch geltend. Nimmt man den Querschnitt der Wurzel, so übersieht man die Nervenbündel in ihrer Zahl und in ihrem Volum ganz unabhängig von der wechselnden Menge des Peri- und Epineuriums und von einer mehr rundlichen oder flachen Anordnung. In den 5 Plexus, welche L_5 als N. furcalis zeigten, war viermal S_1, einmal S_2 stärkste Wurzel; in den 14 Plexus mit Ueberkreuzung zwischen L_4 und L_5 zwölfmal S_1, einmal $S_1 = S_2$ und einmal L_5. S_1 dominirt auch in den normalen Plexus, solange aus L_4 weniger als die Hälfte in den Plexus sacralis übergeht, ganz entschieden, erst von da ab gewinnt L_5 ein gewisses Uebergewicht. Wollte man das Mittel aus sämmtlichen untersuchten Plexus ziehen, so ergäbe sich eine grosse Mehrheit für den ersten Sacralnerven; aber selbst, wenn man nur die normalen Plexus berücksichtigt, fällt das Urteil zu Gunsten dieser Wurzel aus, da nur etwa in einem Drittel der Fälle die Uebergangsportion an den Truncus lumbosacralis mehr als die Hälfte der Fasern von L_4 enthält.

Für sämmtliche Wurzeln des Plexus lumbosacralis kann im allgemeinen gelten, dass sie bis S_1 an Stärke zu, dann aber von S_2 an Stärke rasch abnehmen. Doch variiren in den verschiedenen Fällen die gleichnamigen Wurzeln in ihrer Masse recht beträchtlich, allerdings stets in Abhängigkeit von der Gestaltung des lumbosacralen Uebergangs bezw. von der Ausdehnung des eigentlichen Extremitätengeflechts. Reicht z. B. der Plexus ischiadicus bis S_4, so ist S_2 sehr kräftig, L_2 dagegen schwach; anderseits findet man einen starken L_2, aber einen schwachen S_2, wenn dieser der letzte ist, der noch Fasern an die Extremität schickt. Es lässt sich danach direkt behaupten, dass mit der distalen Verkürzung des Extremitätenplexus die proximalen Wurzeln an Volum zunehmen. Individuelle Abweichungen von dieser Regel werden sich natürlich immer finden.

II.

A. Plexus lumbaris.

Wir sind bisher der alten Einteilung des Plexus lumbosacralis gefolgt und würden danach in den proximalen Abschnitt, den Plexus lumbaris, die Nerven bis einschliesslich N. cruralis und N. obturatorius einzuordnen haben. Die bequeme Zugänglichkeit dieser Partie erleichtert die Bearbeitung, aber die Plexusderivate zeigen mannigfache Variationen in ihrem Verlaufe, sodass das allgemein angenommene Schmidt'sche Schema für ihre Einteilung sich oft nur mit Mühe verwenden lässt.

Für derartige Fälle bewähren sich einige Sätze aus Chr. A. Voigts „Beiträgen zur Dermatoneurologie etc.“ (Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. XXII. 1864), wo es (pag. 9) heisst: „Jede sensitive Nervenfaser versorgt mit ihren peripherischen Endigungen eine bestimmte grössere oder kleinere Hautstelle des menschlichen Körpers, und die dieselben umlagernden Endigungsgebiete gehören einer ganz bestimmten und konstanten Anzahl Nachbarfasern an. Es ist somit das Mosaikbild der Lagerung und Anordnung der grössern und kleinern Hautstellen und der in denselben enthaltenen peripheren Endigungen der sensitiven Nerven kein willkürliches, sondern ein ganz bestimmtes. — Anomalien kommen mithin nur im Verlaufe der Nerven vom Zentrum zur Peripherie vor. — Die Anzahl der in einem bestimmten Nervenbündel enthaltenen Nervenfasern, welches einen besondern Namen erhalten hat, ist somit nicht stets dieselbe.“ Diese Sätze werden durch die Ergebnisse unserer Schlussbetrachtungen gar nicht alterirt, wie ich bereits hier bemerken will.

Zur weitern Einteilung der Aeste dieses Plexus verdient vor allen andern das Prinzip den Vorzug, welches die Verbreitung berücksichtigt, also Bauchnerven und Schenkelnerven unterscheidet. Erst nach diesem würde eine Ordnung in kurze und lange Aeste im Sinne Schwalbe's zu vertreten sein, wobei jedoch die weitere Sonderung der langen Nerven in vordere und hintere Aeste, wie wir bald sehen werden, leicht zu Missverständnissen Anlass geben könnte, demnach weniger zu empfehlen ist.

1. *Nerven für den N. quadratus lumborum.*

Ueber die Innervation des Quadratus lumborum macht Schwalbe die bestimmteste Angabe, indem er vom Anfang des peripheren Astes des 1. Lendennerven (Ileohypogastricus) einen Zweig ausgehen lässt, der unter Durchbohrung der obersten Zacke des Psoas maior zum Quadratus gelangt. Auch sonst ist dem Muskel nur ein Nerv aus L_1 zuerkannt. Ich finde daneben nicht selten einen Zweig aus dem N. subcostalis (D_{12}), der den Psoas nicht durchbohrt, und ebenso schickt gelegentlich L_2 einen Nerven durch den Psoas an den Muskel. In einem Falle wurde die Innervation auf der einen Seite von D_{12}, L_1, L_2, auf der andern von L_1, L_2, L_3 besorgt. Hier handelte es sich um eine Wirbelsäule mit 13 dorsalen und 5 lumbaren Wirbeln. Eine Verschiebung des N. furcalis auf L_5 scheint, wie zu erwarten, keinen Einfluss auf die Versorgung des Quadratus zu haben.

2. *N. ileohypogastricus et ileoinguinalis.*

Inwieweit es erwünscht sein kann, dem ersten Lumbarnerven wegen der oft zu beobachtenden Anastomose mit dem N. subcostalis (D_{12}) den Namen „N. dorsolumbalis" (Hyrtl) oder wegen des häufig gemeinschaftlichen Verlaufes der beiden Theilstücke „N. lumbodorsalis" (Schwalbe) beizulegen, mag dahingestellt bleiben. Die ziemlich vollkommene Homologie mit einem Interkostalnerven wird jedenfalls von Niemandem angefochten. Als solcher besitzt L_1 einen Ramus perforans lateralis, der nach Schwalbe stets vom N. ileohypogastricus, nach Pansch vom N. ileoinguinalis abgegeben wird, während Henle dem Ileohypogastricus einen Ram. lateralis zur Haut der Hüfte, dem Ileoinguinalis einen Ram. lateralis über der Spin. ant. sup. ilei in die Haut über Tensor fasciae und Ursprung des Sartorius zuschreibt. Den letztern erklärt W. Krause (Varietäten) als „jedenfalls ausnahmsweise Varietät" — „vielleicht auf Verwechslung" beruhend.

Der Ram. lateralis ist nun allerdings zumeist ein Ast des Ileohypogastricus, stammt niemals (nach meinen Beobachtungen) rein vom Ileoinguinalis, aber gar nicht selten kommt von beiden zugleich ein Ram. perforans, entweder mit oder ohne vorgängigen gegenseitigen Faseraustausch. Der Ram. lateralis des Ileohypogastricus ist dabei der stärkere und entspricht dem dorsalen, der des Ileoinguinalis dagegen dem ventralen Zweige eines typischen Ram. lateralis. Dieser letztere läuft dann wohl noch eine kurze Strecke in der Bauchwand weiter nach vorn und bricht erst über der Spina ant. sup. durch den Obliquus externus, mit seinen spärlichen Zweigen theils in die Bauchhaut lateral oberhalb des Lig. Pouparti, theils über dasselbe herab in die Haut über dem Ursprung des Sartorius ausstrahlend. Henle hat sich also keineswegs getäuscht, wenngleich man diesen Ram. lateralis des Ileoinguinalis nicht als konstant ansehen darf, sondern ihn gewöhnlich in dem Ram. lateralis des Ileohypogastrius zu suchen haben wird. Auch das Verbreitungsgebiet ist in Henles Fig. 296 pag. 543 ganz gut angegeben, denn unterhalb der Spina ant. sup. ilei durchbrechen weder der Ram. lateralis des N. lumboinguinalis (Ram. posterior des N. cutaneus fem. lat.), noch der N. cutaneus fem. lateralis gleich die Faszie, sondern laufen zunächst noch unter ihr. In Schwalbes Fig. 498 würde daher ebenso wie in Gegenbaurs Fig. 601 dies Feld noch nachzutragen sein.

Der Ursprung des Ileohypogastricus + Ileoinguinalis scheint, wie ich schon vorher erwähnte, unabhängig von der Lage des N. furcalis zu sein. Die Beziehung der beiden Nerven zur Extremität ist ja auch nicht inniger als etwa die der N. supraclaviculares zum Arm, d. h. sie gehören überhaupt nicht zur Extremität bezw. deren

Plexus. So versteht man auch, dass gelegentlich L_1 mit dem Plexus lumbaris gar nicht durch die bekannte kurz gespannte Ansa verbunden ist. Ich verfüge nur über einen derartigen Fall, aber es ist gerade ein Plexus, in welchem der N. furcalis auf L_5 verschoben ist. Die gleiche Absetzung des ersten Lumbarnerven vom Plexus verzeichnet Kohlbrügge für Hylobates syndactylus und agilis.*) Eine weiter peripher gelegene Anastomose des L_1 und L_2 ist deshalb noch nicht ausgeschlossen. — Bei den übrigen abnormen Plexus und ebenso bei den normalen, solange L_4 weniger als zwei Drittel an den Plexus lumbosacralis giebt, überwiegt der einfache Ursprung aus L_1. Kommt ein Zuschuss aus D_{12} hinzu, so beschränkt er sich auf Verstärkung des Ileohypogastricus. Der N. ileoinguinalis bezieht ebenfalls Fasern aus D_{12} zu denen aus L_1, aber erst, wenn der Ileohypogastricus vollständig durch D_{12} dargestellt wird oder sogar noch von D_{11} eine Anastomose enthält. In einem der extremsten Fälle, die ich besitze (Fig. 5) — L_4 nimmt dabei nur noch zu einem Siebentel am Plexus lumbaris theil — wird nicht nur der Ileohypogastricus im lateralen und vorderen Aste aus D_{11} verstärkt, sondern der Ileoinguinalis, der immer noch zum grössten Theil aus L_1 stammt, empfängt auch aus D_{12} und D_{11} noch kleine Zuschüsse; in einem andern Plexus mit Ueberkreuzung aus L_3 und L_4 kamen Ileohypogastricus und Ileoinguinalis aus D_{12} (Fig. 19).

Nach solchen Bildern lässt es sich nicht leugnen, dass eine Verschiebung der beiden Nerven stattfindet, aber sie ist so zögernd, so wenig charakteristisch gegenüber der Verschiebung der eigentlichen Extremitätennerven, dass wir erst nach deren Betrachtung einen Erklärungsversuch für solche Unbestimmtheit wagen werden.

3. *N. genitocruralis.*

Ob der N. genitocruralis normaler Weise geschlossen vom Plexus entspringt oder häufiger gleich in einen N. spermaticus externus und N. lumboinguinalis gespalten ist, darüber können Differenzen nicht wohl bestehen, da in den weitaus meisten Fällen auch ein geschlossener Genitocruralis sich in seine beiden Komponenten zerlegen lässt. Das vermittelt aber das Verständniss dieses Nerven noch nicht, wenigstens nicht hinsichtlich der Zurückführung auf den Typus eines Interkostalnerven. Denn es dürfte immer einige Schwierigkeiten bereiten, für die Ansicht von Bardeleben (Anleitung z. Präparieren 1888) und Langer-Toldt, wonach an L_2 der Spermaticus

*) Kohlbrügge, Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates. Zoolog. Ergebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien, herausgeg. v. M. Weber. Leiden. 1890.

ext. und lumboinguinalis den Ram. perforans anterior, der N. cutaneus fem. lateralis den Ram. perfor. lateralis darstellen soll, den Beweis zu erbringen. Klarheit kann man nur gewinnen aus solchen Plexus, in denen der laterale Ast des Lumboinguinalis vorhanden ist. Dieser Ast vertritt bekanntlich den Ram. posterior des Cutaneus fem. lateralis (selten nach Henle), und ist besonders bei abnormem N. furcalis und Ueberkreuzung, aber auch bei normalem N. furcalis mit geringem Zuschuss zum Plexus ischiadicus anzutreffen. Präparirt man dann die Ursprungsstelle des Genitocruralis genau, so sieht man, dass der Spermaticus ext. und der Theil des Lumboinguinalis, der neben und in der Fossa ovalis des Schenkels erscheint, sich deutlich ventral, der Lateralast des Lumboinguinalis dagegen ausgesprochen dorsal vom Plexus entwickeln. Mit andern Worten: Der N. genitocruralis ist der erste Nerv des Plexus lumbosacralis, der sich in eine dorsale und ventrale Portion zerlegen lässt. Dies Resultat ist von Bedeutung und wird später noch zu verwerten sein.

In vielen, vielleicht den meisten Fällen wird allerdings der laterale Lumboinguinalis dem Cutaneus fem. lateralis angeschlossen und bekundet dadurch ein gewissermassen verwandtschaftliches Verhältniss zu diesem ebenso wie der mediale Lumboinguinalis und der Spermaticus ext. zum Ileoinguinalis, mit dem sie entweder in oder vor der Bauchwand oder schon innerhalb des Beckens Anastomosen eingehen können, theilweise auch schon vom Plexus an verbunden sind. Nur unter sich gleichwertige Nerven vermögen einander zu substituiren.

Wie die Nn. ileohypogastricus und ileoinguinalis eigenthümlich zähe an ihrem Ursprunge aus L_1 festhalten und ihn erst aufgeben, wenn der normale N. furcalis dem Cruralis nur noch wenig zutheilt, so bleibt auch die Hauptwurzel des Genitocruralis auf L_2 stehen, bis die erwähnte Eventualität eintritt. Für den Spermaticus externus finden wir aber schon bei abnormer Lage des N. furcalis einen dünnen Zuschuss aus L_1, während der Lumboinguinalis in solchem Falle und bei Ueberkreuzung aus L_4 und L_5 gelegentlich noch eine Wurzel aus L_3 zeigt. Hierbei muss jedoch bemerkt werden, dass der Lumboinguinalis dann auch ziemlich weit auf den Schenkel abwärts griff, demnach in das Gebiet des Cutaneus femoris medialis gelangte, sodass höchst wahrscheinlich Fasern des letztgenannten in seiner Bahn verliefen. Denn auch zu diesem Nerven steht die mediale (ventrale) Portion des Lumboinguinalis in inniger Wechselbeziehung. — Rein aus L_1 oder sogar noch mit einem Zuschuss aus D_{12} sah ich den Genitocruralis nur bei Ueberkreuzung aus L_3 u. L_4 kommen.

4. *N. cutaneus femoris lateralis.*

Während der Genitocruralis immer noch Beziehungen zu Theilen ausserhalb der Extremität aufweist, haben wir im Cutaneus fem. lateralis den ersten reinen Extremitätennerven. Henle lässt ihn hinter den Ursprüngen der oberflächlichen Aeste des Plexus cruralis entspringen und charakterisirt ihn damit als dorsales Plexusderivat, als welches er auch durchaus aufzufassen ist. Im ganzen Plexus lumbaris ist nur noch der N. obturatorius ohne weiteres in derselben Weise eindeutig zu orientiren, wenn nicht der Cruralis, worauf wir bei diesem noch zurückkommen, in einzelne Bündel aufgelöst erscheint. Diesem Verhalten ist in Schwalbe's Schema des Plexus lumbosacralis Rechnung getragen, das Gegenbaur'sche Schema dagegen würde dahin zu berichtigen sein, dass die distale Wurzel des Nerven hinter der sie kreuzenden Cruraliswurzel zu verlaufen hätte.

Der N. cutaneus fem. lateralis stammt nun nach einem Theil der Angaben aus L_2 und L_3, nach einem anderen lediglich aus L_2. Beides ist richtig, da der Nerv in seinem Ursprung wie die anderen Extremitätennerven von der Lage der N. furcalis abhängt. Bei L_5 als N. furcalis und bei Ueberkreuzung aus L_4 und L_5 liefert stets L_3 die Hauptwurzel, aus L_2 kommt eine schwächere hinzu, vorausgesetzt, dass nicht der oben besprochene laterale Ast des Lumboinguinalis dem Cutaneus fem. lateralis angeschlossen ist. Mit dem Uebergange zur normalen Plexusform rückt die Hauptwurzel auf L_2, allmählich bezieht der Nerv seine Fasern nur aus L_2, bis zuletzt, bei sehr starkem Zuschuss aus L_4 an den Truncus lumbosacralis und bei Ueberkreuzung aus L_3 u. L_4 auch aus L_1 noch ein Bündel hinzutritt. — Die Regelmässigkeit dieses Aufrückens wird einigermassen gestört durch die schon erwähnte häufige Aufnahme des lateralen Astes vom N. lumboinguinalis, der dann als Ram. posterior des Cutaneus fem. lateralis erscheint, und anderseits durch gelegentliche Anlagerung eines Bündels des N. cutaneus fem. anterior. In beiden Fällen giebt die Präparation der peripheren Verbreitung genügenden Aufschluss. In dieser Anlagerung ist aber auch ein Zeichen der Gleichwerthigkeit der drei Nerven zu erkennen, wogegen Krause's Angabe (Varietäten etc.), der Cutan. fem. lateralis anastomosire zuweilen mit dem N. ileoinguinalis oder mit dem N. spermaticus externus, mit Vorsicht aufzunehmen sind. Ich habe derartige Verbindungen nicht gesehen und halte sie überhaupt nicht für möglich.

Gar nicht selten ist der N. cutaneus fem. lateralis dem Cruralis locker angeschlossen und trennt sich von ihm erst unter dem Poupartschen Bande, auch wenn er vom Plexus an zunächst noch eine Strecke frei hinter oder in dem Psoas verlief. Die Zahl, welche Schmidt für diese Form des Verlaufes ansetzt (6%), ist entschieden

viel zu niedrig gegriffen und mindestens auf das Dreifache zu erhöhen. Man wird bei solcher Gelegenheit eine Beziehung zwischen dem Cutaneus fem. lateralis und dem Cutaneus fem. medialis, wenigstens dem Theil desselben beobachten können, der am Oberschenkel sich medial vom Sartorius in die Haut verzweigt. Dieser Nerv löst sich manchmal zugleich mit dem Cutaneus fem. lateralis vom Plexus, und zwar entspringen seine Wurzeln dann ventral von den Plexusschlingen, die des Cutaneus f. lat. dorsal, die zum Cruralis absteigenden Fasern verlaufen zwischen beiden hindurch. Damit gewinnt das Bild grosse Aehnlichkeit mit dem Ursprunge des lateralen und medialen Astes vom Lumboinguinalis, und die Zusammengehörigkeit des Cutaneus fem. lateralis mit einer Portion des Cutaneus fem. medialis ist mir viel wahrscheinlicher als die Annahme, der Cutan. fem. lat. bilde den Ram. lateralis zu dem N. genitocruralis.

5. *N. obturatorius.*

Die Angaben über den Ursprung dieses Nerven lassen sich kurz dahin zusammenfassen, dass die Mehrzahl der Autoren drei Wurzeln aus L_2 bis L_4 beschreibt. Paterson bemerkt, dass in manchen Fällen die Wurzel aus L_2 fehlt, während Henle den Obturatorius aus den vier ersten Lendennerven kommen lässt. Henle bezeichnet auch als stärksten Zuschuss die Wurzel aus L_3. Dasselbe vermag ich für alle Fälle festzustellen, in den L_4 N. furcalis ist. Zumeist folgt dann in der Stärke die Wurzel aus L_4 und darauf die aus L_2, die ich nur einmal vermisste. Sie ist jedoch oft, besonders wenn von L_4 nur ein geringer Theil an den Plexus ischiadicus abgezweigt wird, so zart, dass sie leicht beim Herausnehmen des Plexus zerrissen werden kann, um so leichter, als sie oft der Ansa zwischen L_2 und L_3 nicht völlig anliegt, sondern in deren distalem Abschnitte sich als feines Fädchen frei herüber spannt (Fig. 32, 10). Dagegen sehe ich in den Plexus, welche aus L_4 mehr als ein Sechstel dem Kreuzbeingeflecht zutheilen, häufig einen Zuschuss aus L_1 zu den drei übrigen Wurzeln hinzutreten. Zuletzt bleibt auch nicht mehr die Wurzel aus L_4 in der Stärke die zweite, sondern tritt hinter der aus L_2 zurück. Jedenfalls also kommen bei normalem Bau des Plexus lumbosacralis konstant drei, gelegentlich auch vier Wurzeln des N. obturatorius zur Beobachtung. Vier Wurzeln erhält der Nerv auch, wenn L_5 N. furcalis ist, denn dann betheiligt sich auch L_5 noch an seiner Bildung. Der Stärke nach ordnen sich hierbei die Ursprünge L_4 L_3 L_5 L_2, die letzte ist ganz minimal. Bei Ueberkreuzung aus L_4 und L_5 giebt L_4 ebenfalls gewöhnlich die stärkste, L_2 die schwächste Wurzel an den Nerven, und falls L_5 dabei noch in Frage kommt —

unter 14 Fällen 5 mal — so überwiegt die Masse dieses übrigens stets sehr dünnen Zuschusses über den aus L_2.

Der Effekt der Plexusverschiebung auf den Obturatoriusursprung wird am besten illustrirt durch eine Nebeneinanderstellung der Ursprungsformeln der einzelnen Stadien. Man erhält in aufsteigender Reihe: L_4 L_3 L_5 L_2 — L_4 L_3 L_2 — L_3 L_4 L_2 (L_1) — L_3 L_2 L_4 L_1 — L_3 L_2 L_1 L_4 — L_3 L_2 L_1.

Dass gelegentlich ein Theil der Fasern, welche sich in dem Truncus lumbosacralis begeben, dem N. obturatorius noch auf eine Strecke angeschlossen ist, oder dass umgekehrt einmal eine Portion des Ursprungs aus L_4 noch ein Stück in jenem Faserbündel verläuft, ist gar nicht selten, aber meiner Ansicht nach völlig irrelevant Fig. 31, 35, 25).

Ueber den peripheren Verlauf des N. obturatorius ausserhalb des Beckens ist Neues nicht beizubringen. Innerhalb des Beckens jedoch beobachtete ich in vielen Fällen einen höchst feinen Nervenfaden, der sich vom Obturatoriusstamm ablöste und nach kurzem freien Verlaufe spitzwinklig der A. obturatoria anlegte. Es ist seiner, so viel ich gefunden, bisher nirgend Erwähnung gethan. Vielleicht ist er konstant, doch habe ich mich eingehender mit ihm nicht beschäftigt; ebensowenig mit einem zweiten, ebenso minimalem Fädchen, welches ich etliche Male um weniges weiter distal vom Obturatorius kommen und sich an der Hinterfläche des proximalen Schambeinastes im Periost verlieren sah. Dieser feine Nerv wäre bei oberflächlicher Präparation vielleicht als ein Zweig an den M. obturator internus anzusprechen, doch vermag ich nicht zu entscheiden, ob Krause (Handbuch), der einzige Autor in der menschlichen Anotomie, der auch dem M. obturator int. Nerven aus dem Obturatorius zukommen lässt, ihn im Sinne gehabt hat. Ich habe niemals während der ganzen Untersuchung eine derartige Innervation dieses Muskels beobachtet, doch halte ich sie bei der nahen Verwandtschaft des N. obturatorius mit den Nerven der Rotatoren des Schenkels, von der später die Rede sein soll, nicht für unmöglich, zumal die vergleichende Anatomie Beispiele dafür aufweist. So beschreibt Deniker (Arch. de zoologie exp. et gén. Ser. II, T. 3, 1885) einen dünnen Zweig an den Obturator int. beim Gibbonfoetus und Kohlbrügge (l. c.) sah ihn bei Hylobates agilis und syndactylus.

5 a. *N. obturatorius accessorius.*

Auf den in fast allen neueren Lehrbüchern erwähnten N. obturatorius accessorius verwandte ich besondere Aufmerksamkeit, zumal mir der Nerv unter 120 Fällen

35 mal begegnete, auffallend häufig gegenüber den meisten Angaben. Denn I. A. Schmidt fand ihn an 70 Extremitäten nur 8—9 mal, Pokorny (cit. nach Henle) unter 40 3 mal, Krause (Varietäten) rechnet ebenfalls nur 10 %; Schwalbe freilich nennt ihn eine ziemlich häufige, Cruveilhier eine häufige Varietät, was zu unsern Befunden (29 %) stimmen würde. Das reichliche Vorkommen bot die beste Gelegenheit, Ursprung, Verlauf und Verbreitungsgebiet genauer zu untersuchen. Er findet sich bald nur auf einer, bald auf beiden Seiten. Da jedoch nicht immer beide Hälften einer Leiche untersucht werden konnten, lässt sich über das prozentuale Verhältniss nichts bestimmtes angeben. 7 mal unter 56 Leichen war er doppelseitig, 16 mal nur einseitig vorhanden. In der Häufigkeit des Vorkommens zeigen normal gebaute und abnorme Plexus annähernd die gleichen Verhältnisse (Fig. 2, 15, 19, 20, 25, 27, 28, 32, 38).

Die Stärke des Nerven schwankt innerhalb ziemlich weiter Grenzen und damit auch sein Innervationsgebiet. In letzterer Hinsicht war einerseits die Anastomose mit dem N. obturatorius unmittelbar nach dessen Austritt aus dem Canalis obturatorius konstant, andererseits wurden die Zweige an das Hüftgelenk (2 bis 3) nie vermisst. Der Nerv entspringt nach den meisten Autoren aus L_3 und L_4, nach Gegenbaur auch bloss von einem dieser Nerven, nach Hyrtl aus dem Anfangsstück des eigentlichen Obturatorius, nach Schwalbe's Text aus L_3 und L_4, nach dem Schema des Plexus lumbosacralis dagegen aus L_2 bis L_4.

Hierzu habe ich zu bemerken, dass bei normaler Plexusbildung gewöhnlich zwei Wurzeln aus L_3 und L_4, bald die eine, bald die andere die stärkere, vorhanden sind, daneben aber auch ein einfacher Ursprung aus L_3, und wiederum, wenn der Plexus lumbaris nur wenig Fasern aus L_4 erhält, dagegen proximal noch aus D_{12} verstärkt wird, ein Doppelursprung aus L_3 und L_2 zur Beobachtung kommen können. Ist L_5 der N. furcalis, oder stehen die beiden Plexushälften kreuzweise in Verbindung, so tritt die Wurzel aus L_4 mehr in den Vordergrund, die aus L_3 ist schwächer, kann auch ganz fehlen, oder (einmal) es schickt auch L_5 noch ein Fädchen zum Obturatorius accessorius (Fig. 27).

Die Lage der Wurzeln zu denen des N. obturatorius und des Cruralis verdient erwähnt zu werden, da hierüber aus den von mir benutzten Werken kein Aufschluss zu erhalten war. Schwalbe bildet den N. obturatorius accessorius dreimal verschieden ab. Auf Fig. 483 (l. c. pg. 946) hat er 3 Wurzeln, deren erste von der Dorsalfläche der ersten Obturatoriuswurzel, deren zweite von der ventralen Fläche der vereinigten ersten und zweiten Obturatoriuswurzel, deren dritte von der Ventralfläche des 4. Lenden-

nerven (ventral zum N. obturatorius verlaufend) kommen. So liegt der Ursprung niemals, sondern man verfolgt bei sauberer Präparation die Wurzeln stets auf die ventrale Fläche der Wurzeln des Cruralis, aber zwischen diese und die des Obturatorius, jedenfalls dorsal zu dem letztern. So giebt es auch die Abbildung nach Hirschfeld und Leveillé Fig. 485 (pg. 949) wieder, nur ist der Nerv da nicht weiter bezeichnet und mit dem distalen Psoasast des Cruralis in Verbindung gelassen. Fig. 486 nach Schmidt) ist nicht genügend klar im Druck, um genaues erkennen zu lassen.

Der fertige Nerv ist zunächst gewöhnlich nur durch ganz lockeres Bindegewebe dem Anfange des eigentlichen Obturatorius angeschlossen, doch nur bis zum Abgange des letztern in das kleine Becken, bleibt von da an dicht am Rande des Psoas maior und an der Linea terminalis, gedeckt von der Fascia iliaca und der Sehne des Psoas minor, bohrt sich am Pecten pubis unter die Fascia ileopectinea, giebt unmittelbar danach die Hüftgelenkzweige ab und schiebt sich unter den lateralen Rand des M. pectineus, nun mit dem N. obturatorius zu anastomosiren. Ist er nur schwach, so lassen sich nach der Anastomose seine Fasern nicht weiter verfolgen; bei einigermassen kräftiger Bildung jedoch schickt er gewöhnlich vor der Anastomose einen Zweig in die Unterfläche des Pectineus. Nach der Anastomose, die mehr einer Verflechtung mit den Obturatoriusfasern gleicht, werden je nach der Stärke des Nerven entweder nur Adductor longus oder auch noch Gracilis und Adductor brevis von ihm mitversorgt.

Abweichungen von dem beschriebenen Verlaufe des N. obturatorius accessorius sind einige in der Literatur verzeichnet, die ich zum Theil durch eigne Befunde bestätigen kann. Henle citirt eine Beobachtung von G. H. Meyer, wo auf der einen Seite ein regulärer Obturatorius accessorius vorhanden war, während auf der andern der Nerv vor dem Pecten ein Bündel abspaltete, das in zwei Zweige zerfiel, wovon einer unter den Pectineus an den Adductor brevis trat, der andre sich mit dem hoch oben vom Cruralis abgegangnen N. pectineus vereinigte. Nach Pokorny soll sich der Nerv zweimal aus dem Pectineus weiter zu dem Mm. adduct. longus und brevis begeben und mittelst seines stärksten Astes mit dem N. genitocruralis in einer Schlinge verbunden haben. — In einigen meinen Fälle kommt der Obturatorius accessorius vom N. obturatorius und zwar von der Wurzel aus L_3, nimmt an dem Pecten ein Faserbündel des N. cutaneus fem. medialis auf, nachdem er diesem kurz vorher einen Zweig zugesandt hat, und versorgt dann auf seinem Wege Pectineus, Adductor longus und Gracilis (Fig. 15). Die wechselnde Lagebeziehung zur Fascia iliaca hat Henle ebenfalls schon erwähnt. Der Nerv kann dem Obturatorius auf längere Strecke an-

geschlossen sein und liegt dann ausserhalb der Fascia iliaca, auch über (medial von) der Sehne des Psoas minor.

Ein Umstand, der gewiss in vielen Fällen das Vorhandensein eines N. obturatorius accessorius übersehen lässt, ist sein gelegentlicher Verlauf, gleich vom Ursprung an, durch das Fleisch des Psoas, aus dem er meist erst ziemlich kurz vor dem Pecten austritt. Manchmal ist er in zwei Portionen gespalten, deren eine (proximale) durch den Psoas geht, während die andre den regulären Weg nimmt. — Zu Verwechslungen mit einem N. obturatorius accessorius können bei oberflächlicher Untersuchung entweder ein dünner Lumboinguinalis, der hin und wieder unter der Fascia iliaca medial vom Psoas maior zur Fossa ovalis femoris herabsteigt, oder ein langer Muskelzweig in den distalen Teil des Psoas Veranlassung geben, zumal letzterer wirklich manchmal auf eine Strecke dem Obturatorius accessorius oder dem eigentlichen Obturatorius angelagert ist.

Hinsichtlich des morphologischen Wertes des in Rede stehenden Nerven ist meines Wissens bisher noch keine Ansicht geäussert. Ich glaube sein Homologon bei den Urodelen gefunden zu haben. Dort spaltet sich nämlich von dem ersten Nerven des (aus drei Spinalnerven zusammengesetzten) Plexus lumbosacralis ein Ast ab, der seinem Innervationsgebiet nach als N. obturatorius bezeichnet werden kann und wieder in drei Zweige zerfällt. Der erste geht mit dem zweiten durch die Bauchwand über den Lateralrand des Pubicum proximal bezw. medial auf die Dorsalfläche des Schenkels, wo jener in der Haut, dieser in drei als Adductoren wirkenden Muskeln endet; der dritte schwache Zweig dagegen gelangt als echter Obturatorius durch das kleine Foramen obturatorium des Pubicum an einen tief gelegenen Adductor. Obschon ich nun eine Anastomose zwischen dem zweiten und dritten Zweige nicht gesehen habe, scheint mir doch die ganze Anordnung dafür zu sprechen, dass der zweite Zweig als Homologon unsres N. obturatorius accessorius (mit Einschluss des N. pectineus) aufzufassen ist, der nur relativ mehr Fasern in sich vereinigt, als beim Menschen, indes der eigentliche Obturatorius weniger enthält. Doch sehen wir ja auch beim Menschen den Obturatorius accessorius gelegentlich so stark, dass er alle Adductoren ausser den M. obturatorius externus und Adductor magnus versorgt.

N. cruralis.

Bei der Säuberung des geschlossenen N. cruralis fällt sofort der deutlich spiralige Verlauf der Faserbündel in die Augen und zw. ist die Spirale der rechten Seite links, die der linken rechts gedreht. Die distale Extremität führt bekanntlich

zum Uebergang aus der ursprünglichen, embryonalen Stellung in die definitive ganz die gleiche Drehung aus, so dass man wohl an eine Abhängigkeit der Torsion des Nerven von der der Extremität denken kann. Die beiden andern grossen Nervenstämme des Plexus lumbosacralis, Tibialis und Peroneus, zeigen übrigens die gleiche Erscheinung. — Die Torsion des Cruralis beträgt vom Plexus bis zum Arcus cruralis etwa 90°, sodass also die Fasern, welche am Plexus den Nerven proximal begrenzen, am Arcus ventral und etwas medial liegen. Ich halte diese Eigenthümlichkeit der Erwähnung wert, weil eine Gruppirung der Endäste des Cruralis nach morphologischen Gesichtspunkten, wie wir finden werden, nur unter Berücksichtigung derselben möglich wird.

Die Frage, ob L_1 konstant Fasern in den Cruralis gibt oder nicht, erledigt sich von selbst durch die Thatsache, dass der Cruralis in gleichem Masse wie der Obturatorius in seinem Ursprunge eine unmittelbare Abhängigkeit von der Gestaltung des lumbosakralen Ueberganges dokumentirt. Ist L_5 N. furcalis, so ordnen sich die Wurzeln L_4 L_3 L_5 L_2, aus L_1 kann ein dünnes Fädchen hinzutreten, aber einmal fehlte die Ansa lumb. I ganz, in andern Fällen diente sie nur der Zuführung von Fasern in den Genitocruralis. Bei Ueberkreuzung aus L_4 u. L_5 wird zunächst die Wurzel aus L_2 stärker als die aus L_5, die aus L_1 fehlt etliche Male, wir erhalten also die Formel L_4 L_3 L_2 L_5 (L_1). Bei normalem N. furcalis entspringt der Cruralis aus L_4 L_3 L_2 L_1, wenn das lumbosakrale Uebergangsbündel weniger als ein Viertel von L_4 beträgt, darüber hinaus bis zu drei Vierteln aus L_3 L_4 L_2 L_1, von da an aus L_3 L_2 L_4 L_1 (D_{12}) — auch bei Ueberkreuzung aus L_3 und L_4. Es kann also bei normalem Bau des Plexus sowohl L_3 als L_4 die stärkste Wurzel liefern, je nachdem viel oder wenig aus L_4 an denPlexus ischiadicus abgegeben wird.

Es liegt nun nahe bei einem derartig zusammengesetzten Nerven wie dem Cruralis eine Auflösung in seine Komponenten zu versuchen, zumal durch die gelegentliche natürliche Aufspaltung des Nerven in mehre Bündel innerhalb des Psoas der Weg geebnet scheint. Das Resultat entspricht den Bemühungen insofern nicht, als es mir nie gelungen ist, eine Trennung der Einzelnerven bis in die Plexuswurzeln hinein auszuführen. Deshalb ist aber der Erfolg noch nicht vollständig negativ.

Dreht man nämlich den Cruralis soweit zurück, dass seine Faserbündel vom Plexus an parallel verlaufen, so liegen an dem aufgespaltenen Stamme zwei Schichten hintereinander, deren ventrale lateral den Cutaneus fem. medialis mit dem Nerven für den Pectineus, medial den Saphenus enthält, während die dorsale aus dem Cutaneus fem. anterior mit den Nerven für den Sartorius lateral und den Muskelästen für den

Quadriceps medial besteht. Diese beiden Schichten oder Hauptbündel entsprechen also nicht den beiden Rami terminales anterior und posterior, in welche die systematische Beschreibung den Cruralis einteilt, und die nach dem Gesagten je einen Theil der ventralen wie dorsalen Portion in sich begreifen. Ich stehe nicht an, trotz der mangelhaften Trennung die beiden Schichten als Ausdruck der Sonderung dorsaler und ventraler Elemente wie bei der wirklich ausführbaren Spaltung im Plexus ischiadicus anzusprechen, vornehmlich auch in Berücksichtigung des Umstandes, dass der auf Seite 285 aufgestellte Satz über die Beziehungen zwischen Muskel und Hautinnervation seitens dorsaler bezw. ventraler Plexusderivate hier uneingeschränkt Anwendung findet. An genannter Stelle habe ich die Grenzlinie des dorsalen und ventralen Innervationsgebietes an der Vorderfläche des Schenkels angegeben. Sie ist erst gewonnen durch die Auffaserung des Cruralis, wenigstens für ihre distalen zwei Drittel, während für das proximale die Betrachtungen, die bei den vorher besprochenen Nerven angestellt sind, massgebend wurden. Für ein Schema genügt schon eine Linie, die man von der Spin. ant. sup. ilei schräg herab zum Medialrande der Patella zieht, wenn dabei auch der dem dorsalen Innervationsgebiet zuzurechnende M. sartorius zum Theil medial von dieser Grenze verläuft. Lateral haben wir der Reihe nach an Hautnerven: die dorsale Hälfte des Ram. iliacus vom Ileohypogastricus, den lateralen Ast des Lumboinguinalis, den Cutaneus fem. lateralis und endlich den Cutaneus fem. anterior, alle über dem dorsal innervirten Tensor fasciae und Quadriceps. Im medialen ventralen Innervationsgebiet treffen wir nach einander den ventralen Theil des Ram. iliacus vom Ileohypogastricus (+ Ileoinguinalis), den medialen Ast des Lumboinguinalis, den Cutaneus fem. medialis und zuletzt noch am Unterschenkel medial herablaufend, den Saphenus; der auf den Schenkel herabsteigende Theil des Ileoinguinalis (Ram. ant.) und des Cutaneus n. obturatorii gehören selbstverständlich hierher.

Alle diese Hautnerven — abgesehen vom ersten, der auch für die Extremität nicht weiter in Betracht kommt, liegen über ventral innervirten Muskeln, den Adductoren. Von diesem Standpunkte betrachtet bietet die Abgrenzung der Hautäste in einen Cutaneus femoris anterior und medialis, deren Unsicherheit Henle hervorhebt, keine Schwierigkeiten, selbst wenn sich auf dem Schenkel Anastomosen zwischen beiden finden. Das ist eben eine spezielle Eigenthümlichkeit der Grenzgebiete.

Der M. sartorius erhält seinen Nerven stets vom M. cutaneus fem. anterior, der Nerv für den M. pectineus dagegen kommt von den ventralen Theilen des Cruralis und zwar selten isolirt, allermeist mit einem Theile des Cutaneus fem. medialis, so-

dass man seinen Anschluss an diesen Hautnerven geradezu typisch nennen kann. Sehr selten übernimmt der N. obturatorius allein die Versorgung und auch beim Bestehen eines Pectineuszweiges aus einem N. obturatorius accessorius fehlt der Hauptnerv aus dem Cutaneus fem. medialis gewöhnlich nicht.

Von den übrigen Aesten des Cruralis möchte ich hier nur einen hervorheben, der mir zuerst beim Gorilla auffiel und dort von mir als Ramus collateralis fibularis des Cruralis bezeichnet ist.*) Der Nerv ist beim Emporheben des Medialrandes des Vastus lateralis als langer dünner Zweig des Vastusastes in Begleitung einer kleinen Arterie ständig zu finden. Er verläuft unter dem Vastusrande, bohrt sich distal durch die Verwachsung der Rectus- und Vastussehne und gelangt an das Kniegelenk in der Nähe des Patellarandes.

B. Plexus sacralis und coccygeus.

Der Plexus sacralis zerfällt nach der bisher üblichen Benennung in den Plexus ischiadicus und pudendalis. Für die Betrachtung des erstern dieser beiden ergiebt sich die Disposition von selbst durch die eingangs genauer geschilderte Spaltbarkeit der Plexuswurzeln in sekundäre ventrale bezw. dorsale Trunci, aus denen wiederum die Nerven für die ursprünglich ventrale bezw. dorsale Muskulatur und Haut der Extremität hervorgehen. Zu den ventralen Derivaten sind 1. die Nerven für die Mm. rotatores, 2. der N. tibialis, 3. die Nerven für die Flexores cruris (ausgenommen das Caput breve bicipitis) zu zählen, während der dorsalen Hälfte 1. der N. glutaeus superior, 2. der Nerv für den M. pyriformis, 3. der N. glutaeus inferior, 4. der N. peroneus angehören. Der N. cutaneus femoris posticus schliesst sich weder der einen noch der andern Gruppe vollständig an, und mit ihm mag aus später näher zu bezeichnenden Gründen auch der N. cutaneus clunium inferior medialis (N. perforans ligamenti sacrotuberosi Schwalbe) behandelt werden.

Die hie und da ventilirte Frage, ob man den einen oder andern der genannten kleinern Nerven als selbständigen Zweig des Plexus oder als Ast des N. ischiadicus aufzufassen habe, findet ihre Erledigung in der nachfolgenden Beschreibung von selbst.

Eine natürliche Trennung des Plexus ischiadicus durch eine Portion des M. pyriformis begegnete mir im Ganzen 23 mal; davon entfallen auf die (19) Plexus mit abnormem N. furcalis aus L_5 und mit Ueberkreuzung aus L_4 und L_5 zehn, auf die (105) normalen Plexus nur zwölf u. s. w. nur auf solche, in denen der Zuschuss

*) Das Gefäss- und periphere Nervensystem des Gorilla. Halle a. S. 1890.

aus L_4 an den Truncus lumbosacralis gering ($^1/_{10}$, $^1/_8$, $^1/_7$, $^1/_6$, $^2/_5$) war; auf die 3 Plexus mit Ueberkreuzung aus L_3 und L_4 kam ein getheilter. Die beiden Hälften des gleichen Kadavers verhalten sich dabei oft verschieden. Eine bestimmte, gesetzmässige Beziehung zwischen Plexusaufbau und Theilung des Pyriformis habe ich bis jetzt nicht feststellen können, obwohl immerhin die relativ hohe Zahl gespaltener Plexus bei abnormem Plexusaufbau auffällig erscheint.

1. *Die Nerven für die Mm. rotatores femoris* (Fig. 2, 10, 12, 15, 16, 19, 25, 37).

Der Nerven für die Mm. obturatorius internus, gemellus sup. und inf., quadratus femoris wird zwar überall Erwähnung gethan, jedoch selbst in neuesten Auflagen noch derart unbestimmt, dass ich hier kurz eine Reihe älterer und neuerer Angaben zusammenstelle, um zu zeigen, wie gering die Wahrscheinlichkeit nicht nur für den Studirenden, sondern auch für den Anatomen von Fach sein muss, sich von den in Rede stehenden Nerven und deren Ursprung eine der Wirklichkeit entsprechende Vorstellung machen zu können. Wo es nicht besonders vermerkt ist, hat der betreffende Autor den peripheren Verlauf der Nerven richtig beschrieben.

Nach Luschka (l. c. pag. 177) geht sehr häufig aus dem N. glutaeus inferior ein Ast für die Auswärtsroller hervor, der aber vielleicht ebenso oft aus dem Plexus ischiadicus entspringt. Ein Zweig versorgt den M. obturator internus, ein zweiter die beiden Gemelli und den Quadratus. Sappey lässt den Nerven für den Obturator internus von der Vorderfläche der Spitze des Plexus sacralis kommen, der Nerv für Gemellus superior entspringt von der Ventralfläche des N. ischiadicus an dessen Austrittsstelle aus dem Becken; der Nerv für Gemellus inferior und Quadratus liegt neben dem vorigen und kreuzt wie dieser die Spina ischii. Krause (Lehrbuch pag. 909) äussert sich kurz: „Der N. ischiadicus geht — hinter den Mm. gemelli, obturator int. und quadratus fem. herab, ihnen Aeste gebend.“ Henle sagt ausführlicher (pag. 528): „Der N. glutaeus inf. giebt dem M. obturator internus einen Ast, der aber öfter auch selbständig aus dem Plexus sacralis oder aus dem Stamm des N. ischiadicus oder aus dem N. pudendohaemorrhoidalis entsteht.“ Weiter (pag. 532): „Aus dem Anfang des Stammes (des N. ischiadicus) entspringen zuweilen die Nerven zu den beiden Köpfen des M. obturator int. und zum Quadratus fem. Ferner giebt der Ischiadicus von der Incisura ischiadica aus oder noch oberhalb derselben Fäden zum Hüftgelenk.“ Und so im Schluss zusammenfassend (pag. 544): „Der M. obturator int. direkt vom Plexus ischiadicus oder vom N. glutaeus inf. oder vom N. pudendohaemorrhoidalis oder vom Stamm des N. ischiadicus. Den Quadratus fem. — versieht

der N. ischiadicus." In der Figur 290 (pag. 525) entspringt von der Ventralfläche der Schlinge aus $L_4 + L_5$ und S_1 ein Nerv, der im Foramen ischiad. mai. verschwindet. Die Bezeichnung fehlt, aber der Lage nach ist es der Anfang des Nerven für den Quadratus femoris. In Fig. 291 (pag. 528) ist ebenfalls ohne Benennung ein Nerv gezeichnet, der vom Stamm des N. ischiadicus entspringt und auf die Dorsalfläche des Quadratus fem. herabläuft. Soll dies der Nerv für diesen Muskel sein, wie es dem Text nach scheinen könnte? Merkel hat in der neuen Auflage des Henleschen Atlas weder den Text noch die Zeichnungen geändert. Schwalbe ordnet (pag. 963) die fraglichen Nerven dem N. ischiadicus unter; sie können bald schon aus dem Plexus, bald mehr peripher aus dem N. ischiadicus sich ablösen. Im besondern kommt der Nerv für Obturator internus von der vorderen Fläche des Ischiadicus beim Austritt desselben aus dem Foramen ischiad mai., ebenso zweigt sich der Nerv für Gemelli und Quadratus fem. schon beim Austritt des Ischiadicus aus dem Becken vom Ischiadicus ab. Paterson verlegt im Text den Ursprung der Nerven für Gemelli und Quadratus fem. auf den Tibialis nach dessen völliger Bildung, in seinem Schema mehr auf die letzte Wurzel des Tibialis aus S_3, während der Nerv für Obturator internus, der stärkste der direkt vom Plexus entspringenden Muskelnerven, mit 2 unabhängigen Wurzeln vom Ursprung des 2. und 3. Sacralnerven kommen soll. Diese Wurzeln verlaufen in der Zeichnung zwischen denen des Cutaneus fem. posticus und denen des Pudendus dorsal zur letzten Tibialiswurzel herab. Bardeleben lässt vom obersten Theil des Ischiadicus oder direkt vom Plexus (von der vorderen Fläche des Ischiadicus) zwei feine Aeste entstehen, einen zum Obturator int., den andern zu den Gemelli und dem Quadratus femoris. Nach Langer-Toldt (pag. 572) giebt der N. glutaeus inf. Zweige an den Glutaeus maximus, Quadratus fem. und Obturator int. Ebenso werden nach Pansch die Rotatoren öfters vom N. glutaeus inf. versorgt, während im Anhang (pag. 537) dem Obturator int. mit den Gemelli Zweige aus dem Plexus ischiadicus, dem Quadratus aus dem N. ischiadicus zugetheilt werden. Gegenbaur endlich bemerkt: „Ganz oben" — vom Plexus innerhalb der Beckenhöhle — „schon löst sich ein Nerv für den Obturator internus, dann einer für die Mm. gemelli und für den Quadratus fem. ab. Sie verlaufen unter diesen Muskeln und scheinen zuweilen direct vom N. ischiadicus entsendet zu werden. Der Nerv für den M. obturator int. kommt aus einer Schlinge des 2. und 3. Sacralnerven. Er hat sich mit dem einwärts gewanderten Muskelbauche von dem Nerven für die Mm. gemelli und quadrat. fem. getrennt." Auf der schematischen Figur des Plexus

lumbosacralis ist dagegen nur ein Nerv für Quadratus und Gemelli aus dem Anfange des Tibialisstammes gezeichnet.

Von einer Diskussion dieser verschiedentlich unter einander abweichenden Angaben glaube ich absehen zu können, wenn ich gleich hier feststelle, dass eine Versorgung der Rotatoren aus dem N. glutaeus inferior ebenso wie aus dem Pudendus niemals vorkommt, und dass die Patersonsche Zeichnung der Ursprünge des Nerven für den Obturator int. direkt falsch ist. So wird auch der M. quadratus fem. niemals von seiner dorsalen, sondern stets von der ventralen Fläche aus innervirt. Diese Nerven sind überhaupt ventral zu allen übrigen Plexusbestandtheilen gelegen, deshalb ist auch die Zeichnung der beiden proximalen Wurzeln des Pudendus in Schwalbe's Schema des Plexus lumbosacralis ungenau.

Die Ursprünge der Nerven in der Leiche zu finden, hat nicht geringe Schwierigkeiten, jedoch lässt sich schon bei einigermassen sorgfältiger Säuberung der Ventralfläche des Plexus ein mehr oder weniger komplizirtes plattes Geflecht von Fasern, welche in spitzen Winkeln die des Tibialis überkreuzen und steiler als diese abwärts laufen, kurz vor dem Austritt des Ischiadicus aus dem kleinen Becken erkennen An herausgeschnittenen Präparaten gelingt es dann, dieses Geflecht in seine einzlen Theile aufzulösen und von der Ventralfläche des Tibialis abzuheben. Die zum Theil sehr feinen Wurzelfäden sind leicht auf die Wurzeln des Tibialis zu verfolgen. Aus dem Geflecht entstehen ungefähr in der Höhe des Proximalrandes der Spina ischii 2 kräftige Nervenstämmchen, deren proximales bezw. laterales die Fasern für Quadratus fem. und Gemellus inferior führt, deren distales (mediales) den Obturator internus und Gemellus superior innervirt. Die unmittelbare Nachbarschaft des letztgenannten Nerven zum N. pudendus erklärt wohl am besten die Angaben von einer Versorgung des Obturator int. aus dem Pudendus. Ich möchte hier ausdrücklich bemerken, dass der Nerv für den Gemellus superior allermeist dem für Obturator int. angeschlossen ist, der Nerv für Gemellus inf. aber mit dem Nerven für Quadratus femoris verläuft. Beide Hauptnerven sind gewöhnlich völlig getrennt, nur in wenigen Fällen bildet sich zwischen ihnen, noch über dem Plexus ischiadicus, eine sekundäre Verflechtung dünnerer Fäden aus, von der sich dann die Nerven für die beiden Gemelli entwickeln. Seltener noch ist ein einfacher Uebergang des Nerven für Gemellus sup. in die Bahn des Nerven für Quadratus und Gemellus inferior. Im besonderen formen die proximal gelegenen Fasern des lateralen Nerven (für Quadratus) einen oder zwei Zweige für das Hüftgelenk, die distalen gehen in Gemellus inf. und Quadratus; dagegen innervirt die Hauptmenge der proximalen Fasern des medialen Nervenstämmchens den M. ob-

turator int. Die mehr distalen Fasern bleiben dem Gemellus superior. Dies Resultat ist auffallend genug, denn es zeigt uns proximal an der Extremität gelegene Muskeln von distalen, distal gelegene dagegen von mehr proximalen Nerven versorgt. Ich theile hier nur die Thatsache mit: wir werden im Schlusskapitel mit ihr zu rechnen haben. Von dem Nerven für den Obturator int. sah ich ein paar mal einen kleinen Zweig abgespalten, welcher in die ausserhalb des Beckens gelegene Masse des Muskels eintrat; ausserdem finden sich an diesem Nerven regelmässig einige feine Fädchen für den Periost der Spina ischii.

Die Ursprünge der Rotatorennerven bekunden nun eine deutliche Abhängigkeit von der Lage des N. furcalis, und da die Anordnung der Wurzelfäden immer auf eine typische Grundform (etwa die eines W) zurückgeführt werden kann, vermag man bei der allmähligen Verschiebung des N. furcalis von L_5 gegen L_3 auch eine fortschreitende Verschiebung dieser Figur über die und auf den Plexuswurzeln zu konstatiren. Ist L_5 der N. furcalis, so kommt der Nerv für Quadratus fem. aus S_1 L_5, der für Obturator int. aus S_2 S_1 S_3; bei Ueberkreuzung rückt der Nerv für Quadratus etwas höher auf L_5 S_1, der für Obturat. int. auf S_1 S_2 S_3 resp. auf S_1 S_2 L_5 S_3; bei normalem N. furcalis, aber nur geringem Zuschuss aus L_4 an den Plexus ischiadicus stammt der Nerv für Quadratus aus L_5 L_4 S_1, für Obturat. int. aus S_1 S_2 L_5 (S_3); sobald mehr als ein Viertel der Fasern aus L_4 für den Plexus sacralis abgespalten wird, erhält man für den Quadratus fem. L_4 L_6 (S_1), für Obturat. int. L_5 S_1 S_2 L_4 als ziemlich konstante Zahlen. Bei sehr kräftigem lumbosakralem Uebergangsbündel und bei Ueberkreuzung aus L_5 und L_4 bezieht der Quadratus seine Fasern nur von L_4 L_5, der Obturator int. von S_1 L_5 L_4 S_2. Immer ist dabei die Hauptwurzel des N. für Obturator int. um einen Spinalnerven weiter distal gelegen als die des Nerven für Quadratus fem.

Eine Eigenthümlichkeit im Ursprung des Qadratusnerven sei hierbei erwähnt. Seine Wurzeln aus dem Truncus lumbosacralis — $L_5 + L_4$ bei normalem, $S_1 + L_5$ bei verschobenem N. furcalis — sind gewöhnlich in drei Bündel zerlegt. Davon entspringt das mittle aus dem proximalen, das laterale und mediale aus dem distalen Komponenten des Truncus, sodass also diese letztern den proximalen Komponenten umgreifen. Diese sonderbare Lage des Ursprungs wird am deutlichsten, wenn man den Truncus lumbosacralis weit herab in den Plexus sacralis aufspaltet, oder auch in den Fällen, in welchen nur eine dürftige Portion aus dem letzten Nerven des Lendenplexus ins Becken geschickt wird. Diese giebt nämlich dann dem Quadratusnerven noch keine Fasern ab, sondern läuft einfach zwischen dem lateralen und medialen

Wurzelbündel hindurch. — Ueber Beziehungen des Nerven für Obturator int. zum N. pudendus s. bei diesem. —

Der periphere Verlauf der Rotatorennerven ist im Ganzen von Schwalbe gut dargestellt. Der N. für Obturator int. geht dicht lateral zum Pudendohaemorrhoidalis aus dem Becken auf die Dorsalfläche der Spina ischii, giebt hier Periostzweige und den Nerven für Gemellus sup. in dessen Proximalrand ab und wendet sich dann durch das Foramen ischiadicum minus über den proximalen Rand seines Muskels auf dessen Beckenfläche, wo er mit Zweigen der A. pudenda interna unmittelbar unter der Faszie sich verteilt. Der Quadratusnerv tritt lateral zu dem vorigen aus dem Becken und gelangt zwischen Gemellus sup. und Sehne des Obturator int. einerseits, Hüftgelenk anderseits zu seinen Muskeln, die er von der Ventralfläche aus innervirt.

2. *N. tibialis.*

An diesem kräftigsten Nerven des Plexus zeigt die erste Wurzel d. h. das Bündel aus dem 4. Lendennerven bei normalem Plexusübergang eine eigentümliche Lage, sobald der Zuschuss an den Plexus ischiadicus überhaupt nur gering ist. Statt nämlich einfach den proximalen Rand des Tibialis zu bilden, laufen die Fasern des dünnen Stranges spitzwinklig über die der nächsten Wurzel hinweg in die ventrale Fläche des Tibialis und zum Teil direkt in die Wurzelfasern der Nerven für die Flexores cruris hinein. Dadurch wird im Verein mit dem Verlauf der übrigen Nervenbündel das Bild einer Torsion des Tibialisanfangs geschaffen u. zw. in gleichem Sinne wie die früher erwähnte des Cruralis.

Mehr noch als bei den kleinen Rotatorennerven wird am Tibialis eine Abhängigkeit des Ursprungs von dem normalen oder abnormen Bau des Plexus nachzuweisen sein. In der That stammt bei Verschiebung des N. furcalis auf L_5 der Tibialis aus S_2 S_1 L_5 S_3 (S_4), bei Ueberkreuzung zwischen L_5 und L_4 aus S_1 S_2 L_5 S_3 L_4; bei normaler Lage des N. furcalis verändert sich die Reihenfolge der Wurzelstärken mit der zunehmenden Mächtigkeit des Zuschusses aus L_4 an den Plexus sacralis in dem Sinne, dass die distal gelegenen Ursprünge schwächer werden oder ganz schwinden, indes die proximalen ihr Volum vergrössern. So erhält man allmählig folgende Formeln: S_1 S_2 L_5 L_4 S_3 — S_1 L_5 S_2 L_4 S_3 — S_1 L_5 L_4 S_2. Zu dieser letzten Formel tritt auch noch L_3 hinzu, wenn eine Ueberkreuzung zweier N. furcales aus L_4 u. L_3 vorliegt.

Wenn also Paterson und Asp den Tibialis aus dem Truncus lumbosacralis, den ersten beiden Sakralnerven und gewöhnlich auch noch aus dem dritten entstehen

lassen, so haben sie hauptsächlich nur Fälle vor Augen gehabt, in denen weniger als $^2/_3$ der Fasern von L_4 in den Truncus lumbosacralis eingegangen; denn darüber hinaus ergiebt eine sorgsame Präparation stets, dass von S_3 keine Fasern mehr in den Tibialis gelangen, sondern nur noch der N. pudendus beschickt wird.

3. *Nerven für die Mm. flexores cruris.* (Fig. 12 u. 16.)

Ebensowenig wie für die Nerven der Rotatoren ist es bisher für die der Flexores cruris (mit Ausschluss des Caput breve bicipitis) versucht worden oder gelungen, sie bis auf den Plexus zu verfolgen. Auch Paterson spricht nur davon, dass sie entweder als einfacher Stamm oder in einzlen Bündeln vom bereits gegeschlossenen Tibialis kommen. Es ist eine verhältnissmässig leichte Aufgabe, die hierzu gehörigen Stränge, die nur ganz locker dem Tibialis anliegen, bis an die Spitze des Plexus oder speciell des Tibialisdreiecks zu verfolgen. Erst da beginnen die Schwierigkeiten. Man muss den geflechtartigen Ursprung der Rotatorennerven je nach seiner Breitenentwickelung mehr oder weniger zurücklegen, um die Ursprünge der Flexorennerven finden zu können. Sie sind zunächst als ganz flacher Plexus fest auf die, jetzt schon zu zwei starken sekundären Bündeln vereinigten Wurzelstränge des Tibialis aufgeheftet. Ihre Fasern kreuzen die des Tibialis spitzwinklig, jedoch weniger steil als die der Rotatorennerven. Am bequemsten lässt sich der Nerv für das Caput longum bicipitis ablösen. Er nimmt stets den distalen (medialen) Rand des Tibialis ein. Den Hauptteil seiner Fasern bezieht er aus S_2 und S_3, weniger aus S_1 (einmal auch ein Minimum aus S_4) bei abnormem Verhalten des N. furcalis, während bei normalen S_2 die Hauptwurzel bildet, aber auch noch aus L_5 ein geringer Zuschuss hinzutritt. Manchmal ist dem Nerven für den Biceps long. der für die proximale Hälfte des Semitendinosus angelagert; gewöhnlich aber schliesst sich dieser dem Bündel der übrigen Flexorennerven an, die lateral-proximalwärts gerechnet folgendermassen nebeneinander geordnet sind: Semitendinosus proximal, Semitendinosus distal, Semimembranosus, Adductor magnus. Die beiden letztgenannten sind gewöhnlich wieder in einen Strang vereinigt. Bei diesen 4 Nerven gelingt die Lösung von den Tibialiswuzeln ungleich schwerer. Man ist fast immer genötigt, den Tibialis selbst etwas mehr auseinander zu nehmen, um die vielfach verflochtenen flachen Ursprünge der genannten Nerven abheben zu können. Dann aber erkennt man, dass bei abnormem N. furcalis der Semitendinosus besonders aus S_1, weniger aus S_2, der Semimembranosus und Adductor magnus aus L_5 und S_1 versorgt werden; bei normaler Lage des N. furcalis nehmen die Nerven dann noch Elemente der nächsthöhern Plexuswurzeln auf.

Es darf hierbei aber nicht unerwähnt bleiben, dass sehr oft speciell die Ablösung der proximalen Nervengruppen nur unvollständig gelingt, weil aus dem Ursprungsgeflecht sich lateralwärts noch Zweige in den distalen Teil des Tibialis begeben. Ich habe aus Mangel an geeignetem Material Versuche, den ganzen Tibialis aufzufasern, etwa wie W. Krause es mit dem Medianus gethan, bisher nur einige anstellen können, aber diese haben mir doch ein überraschendes Resultat hinsichtlich des Verbleibs der genannten Seitenzweige der Flexorennerven ergeben. Spaltet man nämlich den N. communicans tibialis vom Tibialis, so lässt er sich ohne besondre Schwierigkeiten bis in den Plexus ischiadicus hinein verfolgen. Er bildet da den Distalrand des Tibialis, im besondern die mediale Hälfte des distalen sekundären Truncus, der aus den beiden letzten Wurzeln entsteht. Die lateralen Zweige der Flexorennerven gehen nun alle in den Communicans. Ich werde die Versuche, den ganzen Tibialis aufzutrennen, bei Gelegenheit noch fortsetzen, vorläufig aber möchte ich zu diesem Befunde nur bemerken, dass keine besondere Phantasie dazu gehört, in dieser engen Verbindung der Flexorennerven mit dem N. communicans tibialis — der Bicepsnerv geht zum grössten Teil direkt aus dem Communicans hervor — eine ganz ähnliche und meiner Ansicht nach auch völlig homologe Bildung zu erkennen, wie sie der N. musculocutaneus brachii aufweist, wenn er in der Bahn des Medianus verläuft. —

4. *N. glutaeus superior.*

Der N. glutaeus superior erhält seine Fasern von der Dorsalfläche der Peroneuswurzeln und zwar

bei L_5 als N. furcalis aus . . . . L_5 S_1 S_2(einmal S_1 L_5 S_2),
bei Ueberkreuzung (zwischen L_4 und L_5) aus . . . . .. L_5 S_1 S_2,
bei normalem N. furcalis, aber geringem lumbosakralem Zuschuss aus . . . . L_5 S_1 L_4 (S_2),
bei normalem N. furcalis mit mehr als $^1/_4$ L_4 an den Plexus ischiad. aus . . . . L_5 L_4 S_1 und L_4 L_5 S_1,
auch bei Ueberkreuzung zwischen L_3 und L_4.

Das Vorwärtsrücken des Nerven ist also sehr deutlich in den einzlen Stadien ausgeprägt konform der proximalwärtsgehenden Verschiebung des ganzen Plexus. Neben ganz einfachen Ursprüngen begegnet man sehr komplizirten Verhältnissen, in denen der Nerv sich aus einem vielfach verflochtenen Plexus entwickelt. Stets ergiebt die Auflösung der Vereinigungsstelle der verschiedenen Wurzeln ebenfalls eine

Durcheinanderflechtung der Fasern. Die distale Wurzel verläuft nicht selten isolirt durch den M. pyriformis (s. d.), um erst ausserhalb des Beckens sich dem Hauptstamme anzuschliessen. Das Vorkommen von Zweigen an den Pyriformis ist bei der Innervation dieses Muskels beschrieben. Einen Ast an den M. glutaeus maximus, wie ihn Krause (Varietäten) als in der Norm vorhanden angiebt, habe ich bisher nicht finden können. Auch für die von Weber-Hildebrandt (citirt bei Henle) beobachtete Verbindung durch einen tiefern Zweig mit dem N. ischiadicus oder dem N. cutaneus fem. posticus oder mit beiden zugleich, ist mir kein Beispiel vor Augen gekommen. Versuche, die Nerven der einzlen Muskeln in dem N. glutaeus sup. zu isoliren und auf den Plexus zu verfolgen, scheiterten an dem geflechtartigen Bau des Nerven.

5. *N. glutaeus inferior.*

Der N. glutaeus inferior entspringt wie der vorige von den dorsalen Trunci der Plexuswurzeln in typischer Form. Seine Fasern anastomosiren vielfach unter einander und bilden so ein plattes Geflecht, welches dem Peroneusanfang eng anliegt und dessen Bündel spitzwinklig kreuzt. Die proximalen Ursprungsbündel sind von hinten her durch die distalen Ursprünge des N. glutaeus superior überdeckt. Die Hauptwurzel des Glutaeus inf. liegt stets um einen Spinalnerven weiter distal als die des glutaeus superior, und da der Nerv sich in derselben Weise wie der Letztgenannte mit der Verschiebung des N. furcalis proximalwärts bewegt, lassen sich seine Ursprünge leicht aus denen des N. glutaeus superior ableiten. Ist L_5 der N. furcalis, so kommt der Glutaeus inf. aus S_1 S_2 L_5 (nur einmal auch noch aus S_3), ebenso bei Ueberkreuzung aus L_4 und L_5; bei normalem N. furcalis, aber geringem Zuschuss aus ihm an den Truncus lumbosacralis aus S_1 L_5 S_2, endlich aus L_5 S_1 L_4 bei stärkerem Zuschuss und bei Ueberkreuzung zwischen L_3 und L_4. Es lässt sich zugleich nachweisen, dass die distal gelegenen Theile des M. glutaeus maximus von weiter rückwärts entspringenden Nervenfasern versorgt werden, die proximalen dagegen auch von mehr proximalen.

Mit dem N. glutaeus inferior bezw. dessen distalem Ursprung ist oft ein Theil des N. cutaneus femoris posticus in Verbindung, doch allermeist so, dass er ohne Schwierigkeit isoliert werden kann. Wir werden das Nähere bei Besprechung des N. cutaneus fem. posticus auszuführen haben. — Alle Angaben über Innervation der Rotatorengruppe aus dem N. glutaeus inf. beruhen anf ungenauer Beobachtung, wie bei der Erörterung der Rotatorennerven gezeigt ist; denn niemals kann ein so ausgesprochen dorsales Plexusderivat wie der Glutaeus inf. einen Muskel der ventralen Gruppe versorgen.

6. *Die Nerven für den M. pyriformis.*

Die Innervation des M. pyriformis genau festzustellen, während Muskel und Plexus an Ort und Stelle belassen werden, ist selbst für einen geschickten Präparator schwierig und unter Umständen unmöglich, wie ich mich überzeugt habe. Deshalb gebrauchte ich, wo irgend es nicht etwa schon zu spät war, die Vorsicht, nach Durchschneidung der Plexuswurzeln den ganzen Muskel an Ursprung und Ansatz abzulösen und mit dem Plexus zugleich aus der Leiche zu entfernen. Dabei erhielt ich mit Sicherheit selbst die feinsten Nervenfäden, auch in allen Fällen, wo der M. pyriformis den Plexus theilte, denn der Muskel wurde erst bei der Präparation unter Wasser behutsam vom Plexus abgehoben. So konnten mich auch die zahlreichen kleinen Blutgefässe dieser Gegend niemals irre führen, die oftmals erst aus der Plexusplatte heraus an den Muskel treten.

Beim Vergleichen der vorhandenen Angaben mit meinen Befunden stellt sich heraus, dass dem Pyriformis durchweg zu wenig Nerven zugetheilt worden sind, ausser bei älteren Autoren (Weber-Hildebrand), welche mehrere Fäden aus S_1, S_2 und S_3 die Innervation besorgen lassen. Henle erwähnt nur einen Nerven von der Hinterfläche des S_3, Schwalbe einen aus S_2 und daneben zuweilen einen accessorischen Faden aus dem von S_2 abzuleitenden Theile des N. glutaeus superior. Sonst findet sich häufig nur der Zweig aus dem N. glutaeus sup. genannt. Neuerdings hat dann Paterson den Nerven aus dem Ende des dorsalen Truncus von S_2 vor der Vereinigung mit dem Peroneus beschrieben und gezeichnet (und nach ihm Gegenbaur in seinem Schema).

In der Hauptsache liefern die dorsalen Trunci von S_1 und S_2 die Nerven für unsern Muskel. Ein Einfluss der Lage des N. furcalis auf den Ursprung dieser Nerven ist hier viel weniger deutlich zu bemerken als sonst. Denn obgleich in den abnorm gebauten Plexus S_2 die grössere Fasermenge zubringt, handelt es sich doch dabei zumeist auch um Wirbelsäulen mit 18 Dorsolumbarwirbeln. Da kann der Muskel sogar ganz von S_2 versorgt werden. S_1 wird auch in dem normalen Plexus erst zum Hauptnerven für den Pyriformis, wenn L_4 mehr als ein Viertel seiner Masse an den Plexus ischiadicus schickt, und übernimmt dann ebenfalls oft allein die Innervation. Hier, aber auch schon vorher, leistet L_5 gelegentlich einen geringen Zuschuss, sehr viel seltner dagegen kommt ein minimales Fädchen aus S_3 zur Beobachtung.

Oft entspringen die Nerven direkt aus den dorsalen Truncis entweder als ein oder zwei stärkere Stämmchen oder als ein Büschel feiner Fäden. Sie bilden häufig innerhalb des Muskels noch mehrfach untereinander anastomosirende Schlingen. Ein

Theil der Fäden kann, besonders wenn aus S_1 und L_5 noch Fasern bezogen werden, der letzten Wurzel des N. glutaeus superior auf eine Strecke verbunden sein. Selten geht ein kleiner Zweig erst vom Anfang des N. glutaeus inf. ab. Mehrere Male wurde ich durch einen kräftigen Nerven überrascht, der die Muskelmasse des Pyriformis durchsetzte, auf diesem Wege ein Anzahl Pyriformisnervchen abgab und zuletzt sich dem N. glutaeus superior anschloss. Eine solche ziemlich kurze und versteckt verlaufende Schlinge veranlasst bei oberflächlicher Präparation leicht zu der falschen Annahme, dass es sich hier lediglich um einen starken Pyriformisnerven handle (Fig. 3, 8, 30, 34). — Auch im Falle der Pyriformis vom N. peroneus in 2 Portionen zerlegt wird, erscheinen die Nerven meist an der gewöhnlichen Stelle als am weitesten dorsal gelegene Plexusderivate. Etliche Male jedoch erhielt die ventrale Portion des Muskels ihren Nerven von der ventralen Fläche der dorsalen Trunci; der Nerv lag also zwischen Peroneus- und Tibialisursprung. Einmal auch ging bei gespaltenem Pyriformis der regulär entspringende Nerv vor der Ursprungspartie der ventralen Portion steil herab und gelangte erst um deren Distalrand zur dorsalen Muskelhälfte.

7. *N. peroneus.*

Der Ursprung des N. peroneus wird von Paterson vom 4. Lumbar- bis 2. Sacralnerven gerechnet, während Asp S_2 nur selten betheiligt gefunden hat. Der Letztere untersuchte augenscheinlich mehr Plexus, in denen sich über die Hälfte des 4. Lendennerven an den Plexus sacralis begab. Für solche Fälle notire ich den Ursprung der Wurzelstärke nach aus L_5 L_4 S_1. Bei Ueberkreuzung aus L_3 und L_4 nimmt diese Formel noch L_3 an letzter Stelle auf. Bei Verringerung des lumbosacralen Zuschusses aus dem normalen N. furcalis dagegen ist eine Wurzel aus S_2 konstant vorhanden, allerdings zunächst noch von grosser Zartheit und mit der letzten Wurzel des N. glutaeus inferior vereinigt, unter dem sie dann den Distalrand des Peroneus als feines Fädchen erreicht, sodass also der Peroneus in solchem Falle aus L_5 S_1 L_4 S_2 oder aus L_5 S_1 S_2 L_4 stammen kann. Bei Ueberkreuzung aus L_4 und L_5 rückt der Ursprung auf S_1 L_5 S_2 (L_4) und bei Verschiebung des N. furcalis auf L_5 betheiligt sich S_2 gelegentlich stärker als L_5, einmal kam sogar noch ein Fädchen aus S_3 hinzu, sodass die Wurzeln sich S_1 S_2 L_5 (S_3) folgen. — Bei der Bestimmung der Stärke der Peroneusursprünge hat man natürlich die dem Peroneus dicht aufliegenden und etwas umständlich davon zu isolirenden Wurzeln des N. glutaeus inferior abzuziehen.

Vergleicht man Peroneus und Tibialis in den entsprechenden Stadien, so sieht

man immer die Hauptwurzel des Peroneus um einen Spinalnerven weiter proximal gelegen als die des Tibialis in demselben Plexus.

Dem Peroneus war in einigen wenigen Fällen auf eine Strecke eine dünne Portion des N. cutaneus femoris posticus u. zw. ein N. clunium inferior angeschlossen, liess sich aber stets ohne Mühe rückwärts auf den Plexus verfolgen. Dagegen habe ich den Nerven für den kurzen Bicepskopf stets vergeblich abzuspalten gesucht; es ist unmöglich, ihn weiter als bis in die Höhe des Tuber ischii frei zu legen.

8. *N. cutaneus femoris posticus* (Fig. 7, 8, 9, 11, 27).

Der N. cutaneus fem. posticus verlangt eine gesonderte Behandlung, da er sich nicht einfach unter die ventralen oder dorsalen Plexusderivate unterbringen lässt, sondern Fasern aus beiden Schichten in sich vereinigt. Ich habe deshalb schon in meiner vorläufigen Mittheilung vorgeschlagen, den von Luschka diesem Nerven beigelegten Namen „N. cutaneus femoris posticus communis" wieder aufzunehmen, da mir eine Zusatzbenennung nothwendig erscheint, um auf die Eigenthümlichkeit seiner Konstitution hinzuweisen.

Vor dem Bekanntwerden der Spaltbarkeit des Plexus in Dorsal- und Ventralhälfte hatte man sich darauf beschränkt, einfach durch Säuberung der gröblich freiliegenden Nervenbündel den Ursprung des Nerven von der hintern Fläche des Plexus festzustellen. Dass der Ursprung geflechtartig gestaltet sei (Henle, Merkel) und distal vom N. glutaeus inferior liege (Schwalbe), war dabei auch ohne Mühe zu erkennen. Diese Angaben sind wohl für die einfache deskriptive Anatomie ausreichend, können aber bei Betrachtung des morphologischen Wertes und bei vergleichend anatomischer Untersuchung der Plexusderivate nicht bestehen bleiben. Sobald man einen Plexus sacralis aufspaltet oder einen durch den M. pyriformis getheilten Plexus bearbeitet, wie es Paterson und Asp gethan, muss ohne Weiteres die Verschiedenheit der Wurzeln des N. cutaneus fem. posticus auffallen, denn in dem letztgenannten Falle bleibt die ventrale Wurzel des Nerven immer ventral zum vorderen Bauch des Pyriformis orientirt, während nur die dorsale Wurzel mit dem Peroneus durch den Pyriformis hindurchgeht. So finde ich es wenigstens in 23 natürlich gespaltenen Plexus. Anderseits macht sich, sobald man in Erwägung über die Verbreitungsbezirke der dorsalen und ventralen Plexusderivate eintritt, wie Paterson, doch die Ueberlegung geltend, dass die Haut über Muskelgruppen, die von dorsalen Nerven versorgt werden, nothwendig auch dem dorsalen Innervationsgebiet angehören muss und vice versa. Die Gruppe der Gesässmuskeln bezieht ihre Nerven aus der dorsalen Plexushälfte,

die Nn. clunium inferiores sind, wie wir gleich sehen werden, ebenfalls dorsale Plexusderivate; der M. vastus lateralis und der kurze Kopf des Biceps werden von dorsalen Nerven versorgt, die darüber gelegene Haut ebenfalls. Dahingegen gehören die langen Flexores cruris ebenso wie die Adductores femoris dem ventralen Innervationsgebiet an, die entsprechende Hautpartie erhält ebenfalls nur ventrale Nerven. Die Grenze der beiden Gebiete ist durch eine Linie angegeben, welche vom Tuber ischii entlang dem distalen Rande des M. glutaeus maximus bis zur Insertion und von da abwärts medial am Capitulum fibulae vorüber auf den Unterschenkel läuft. — Paterson korrigirt sich übrigens in seiner Arbeit über die Lage der Extremitäten insofern, als er da den N. cutaneus fem. posticus nicht mehr für rein dorsal erklärt, sondern wenigstens für den Menschen als eine Komposition dorsaler (an die Gesässhaut) und ventraler Elemente (an den Schenkel). Diese Verbesserung ist aber noch keine durchgreifende, denn auch die Schenkelhaut erhält dorsale Zweige. Es scheint mir übrigens unstatthaft, beim Menschen den Cutaneus fem. posticus zu dem Plexus pudendalis zu rechnen, wie Paterson es thut. Zu einer solchen Ansicht können wir auch durch vergleichend anatomische Betrachtungen nicht genöthigt werden.

Die Abhängigkeit des Ursprungs unsres Nerven von der Lage des N. furcalis bedarf kaum der Erwähnung. Der Nerv schliesst sich darin den übrigen Extremitätennerven vollständig an. Daher erklären sich auch die Differenzen in den vorhandenen Angaben. So bezeichnet Luschka die zwei oberen, Krause selten auch den dritten. Schwalbe und Paterson den 2. und 3., Henle und Gegenbaur den 3. Sakralnerven und einen Ast des N. glutaeus inferior. Asp endlich den 1., 2. und oft den 3. Sakralnerven als Ursprungsgebiet. Das Gegenbaur'sche Schema würde dahin zu verändern sein, dass die distale Wurzel aus S_3 dorsal zu dem N. pudendus gelegt wird. Denn die, wie oben bemerkt, überall verzeichnete Beobachtung, dass der Cutaneus fem. post. sich von der dorsalen Fläche des Plexus entwickle, ist zunächst als sicher zu betrachten.

Die dorsale Portion fällt am ersten ins Auge. Ihre Fasern sind zumeist auf grössere oder kleinere Strecke der letzten Wurzel des Peroneus oder des N. glutaeus inf. angeschlossen, wenigstens bei normalem N. furcalis. Sie können aber auch ganz unabhängig vom Anfang des betreffenden Spinalnerven entspringen und, besonders bei Verschiebungen des N. furcalis, auch noch aus der nächsten distalen Plexuswurzel verstärkt werden. Dies letztere geschieht immer, wenn ein isolirter N. perforans ligamenti sacrotuberosi (s. d.) nicht vorhanden ist. Nimmt man dazu den Umstand, dass ein Teil dieser Portion gelegentlich eine längere Strecke dem Peroneus

angelagert bleibt, auch noch Fasern aus ihm bezieht, dass ferner nur diese Portion bei natürlich gespaltenem Plexus mit dem Peroneus durch den Pyriformis geht, sie somit auch bei künstlicher Aufspaltung mit den dorsalen Trunci zusammenhangt, und dass endlich von ihr ausschliesslich Hautpartien über Muskeln, die von der dorsalen Plexushälfte versorgt sind, innervirt werden, so kann über die morphologische Dignität dieses Teiles des Cutaneus fem. post. meiner Ansicht nach kaum ein Zweifel bestehen. Im einzlen ordnen sich die Wurzelbündel der Stärke nach bei Verschiebung des N. furcalis auf L_5: S_3 S_2, bei Ueberkreuzung zwischen L_4 und L_5: S_2 S_3, aber auch schon S_2 S_1 (S_3), wie bei normalem N. furcalis mit ganz dünnem lumbosakralen Zuschuss, während mit wachsender Stärke dieses Zuschusses die Formel von S_2 S_1 auf S_1 S_2 und zuletzt auf S_1 S_2 L_5 übergeht; bei Ueberkreuzung zwischen L_5 und L_4 endlich rückt der Ursprung auf S_1 L_5 S_2.

Stellt man neben diese Reihe die entsprechenden Ursprünge der ventralen Portion des Cutaneus fem. post., so folgen aufeinander: S_3 S_4 S_2 — S_4 S_2 — S_2 S_3 (S_1) — S_2 S_1 (S_3) — S_1 S_2. Wie man sieht, reichen die Wurzelbündel der ventralen Portion gewöhnlich (abgesehen von den letzten Stadien) um einen Spinalnerven weiter distal als die der dorsalen Portion. — Der Cutaneus fem. posticus communis als Ganzes betrachtet, ohne Berücksichtigung der Theilbarkeit in die beiden Portionen, zeigt uns in derselben Reihenfolge wie vorher die Formeln: S_3 S_2 S_4 — S_3 S_2 S_1 — S_2 S_3 S_1 — S_2 S_1 S_3 — S_2 S_1 — S_1 S_2 — S_1 S_2 L_5, sodass wir unschwer die oben aufgeführten Angaben der verschiedenen Autoren unterbringen können.

Doch kehren wir zunächst zu der ventralen Portion zurück. Ihr Ursprung wird an einem nur oberflächlich gesäuberten Plexus abgesehen vom Epineurium häufig noch durch die dorsale Portion vollständig bedeckt. Sie entwickelt sich an der Hinterfläche der ventralen Plexushälfte gerade da, wo einerseits die letzte Wurzel des Tibialis in den Plexus tritt, anderseits die proximalen Wurzeln des Pudendus aus ihm absteigen. Meist sind mehrere kleine Stämmchen aneinander geheftet, die sich dann nach kurzem Verlaufe der dorsalen Portion anschliessen. Nur bei vollständiger Entfernung des Epineurium sind die Quellen für diese Fasern zu bestimmen. Recht charakteristisch für ihre Zugehörigkeit zum Tibialisgebiet ist es, dass manchmal ein Bündel noch eine Strecke weit dem Distalrand des Tibialis angelagert bleibt oder daraus entspringt. Hin und wieder findet man auch eine dünne Wurzel, die von der Ventralfläche des Tibialis kommt. Doch erscheinen mir diese Varianten nicht so bedeutsam wie der Nachweis, dass die ganze ventrale Portion sich zusammen mit dem N. communicans tibialis aus dem Tibialis herauslösen lässt. Da-

durch erhält man zugleich eine Erklärung für die gelegentliche Erweiterung des Innervationsgebietes des Cutaneus fem. post. bis herab in das untre Drittel der Wade. — Im übrigen verteilt sich die ventrale Portion des Cutaneus fem. post. noch an die mediale hintre Partie des Oberschenkels und an das Perineum, u. zw. gelangen an Perineum und proximale Theile des Schenkels die distal entspringenden Fasern. In ähnlicher Weise gehen von der dorsalen Portion an die distalen Partien des Schenkels bezw. Gesässes hauptsächlich proximale Fasern und vice versa.

So sicher und klar nun aber die (dorsalen) Nervi cutanei clunium inferiores von dem (ventralen) N. cutaneus perinei zu trennen sind, so darf doch nicht übergangen werden, dass an zwei Stellen dorsale und ventrale Fasern sich durch Anastomosen unlösbar verflechten. Das ist einmal in geringerm Grade der Fall zwischen dem lateralen und medialen Stamm des eigentlichen Cutaneus femoris posticus. Man findet zwar nicht selten diese beiden in ganzer Länge isolirbar, meist aber tauschen sie nicht weit vom Plexus ein paar dünne Fasern aus. Viel komplizirter sind die verhältnissmässig zarten Nerven, welche die Haut in der Gegend des Tuber ischii versorgen, unter einander verbunden, ebenfalls schon dicht am Plexus. Können nun diese Thatsachen einen Zweifel in der Annahme eines dorsalen und ventralen Abschnittes des Cutaneus fem. post. begründen? Ich glaube nicht. Denn wir sehen ja an der Oberextremität, wo die Verhältnisse klarer liegen, in gleicher Weise Anastomosenbildung an den Grenzen der Innervationsgebiete nicht nur zwischen gleichwertigen, also rein ventralen oder rein dorsalen Nerven, sondern auch zwischen dorsalen und ventralen auftreten, wie z. B. zwischen dem N. radialis und Cutaneus lateralis oder zwischen Radialis und Ulnaris. Auch in unsern Fällen handelt es sich um Nerven zu den Grenzen zwischen dorsalem und ventralem Innervationsgebiet.

Ueber den peripheren Verlauf der Aeste des N. cutaneus fem. post. comm. sei nur noch einer Eigenthümlichkeit des N. cutaneus perinei Erwähnung gethan. Bei seinem typischen Wege über das Tuber ischii medialwärts geschieht es nicht selten, dass er auf eine Strecke das Lig. sacrotuberosum in der Nähe von dessen Tuberinsertion durchbohrt.

Die Benennung der Hautnerven des untern lateralen Gesässgebietes, der Nn. cut. clunium inferiores, würde zweckmässig dahin zu vervollständigen sein, dass man in Rücksicht auf den Nerven an die mediale Gesässhaut, den gleich zu besprechenden sog. N. perforans lig. sacrotuberosi, ein spezifizirendes „laterales“ anhängt. Auch die Nerven der Schenkelhaut zerfallen gemäss ihrer Spaltbarkeit in einen N. cutan. fem. post. lateralis und medialis; von dem Anfange des letztern wendet sich der N. cut. perinei lateralis medialwärts gegen den Damm.

9. *N. perforans ligamenti sacrotuberosi* (Schwalbe.)

Der N. perforans lig. sacrotuberosi gehört zu den wenig bekannten Hautästen des Plexus sacralis trotz seines häufigen Vorkommens und seines gut umgrenzten Verbreitungsgebietes. Schwalbe gebührt das Verdienst, wieder auf ihn aufmerksam gemacht zu haben, nachdem er, wenn auch unter anderm Namen von Voigt 1864 zuerst beschrieben worden war. Schwalbe weist darauf hin, dass die von ihm reproduzirte Figur der Dammnerven aus Hirschfeld und Leveillé die peripheren Aeste des Nerven ohne Bezeichnung enthält, und behandelt den N. perforans als Theil des N. pudendohaemorrhoidalis. Danach entsteht er aus dem letztern entweder schon innerhalb der Beckenhöhle oder beim Austritt des Pudendus aus dem Foramen ischiadicum maius, und ist auf Fasern aus S_3 und S_4 zurückzuführen. Er geht durch die Mitte des Ligamentum sacrotuberosum schräg von innen nach aussen. Bardeleben, der Schwalbe's Angaben folgt, lässt den Perforans ganz zu Anfang aus dem N. pudendus entspringen und sich an die mittlere mediale Gegend des Gesässes verbreiten. Voigt hatte den Nerven als grössten aus der Gruppe der Nn. cutanei perforantes, welche den vorderen Aesten der 3.—5. Sacral- und der beiden Steissnerven entstammen, herausgehoben, seinen Ursprung aus S_3, mehr noch aus S_4 festgestellt und ihm den Namen „N. cutaneus clunium internus superior" verliehen. Er sollte gewöhnlich den verschmolzenen Theil der Ligg. sacrotuberosum und sacrospinosum durchbohren, den untern Rand des M. glutaeus max. umschlingen und mit seinen Aesten auf- und abwärts verlaufen, um in einer „flügelartigen" Hautpartie medial über dem Gesäss zu enden. Voigt trennt den Nerven ausdrücklich von den übrigen Nn. perforantes, die sich in der Haut der Gesässrinne um das Steissbein herum vertheilen (s. Plex. coccygeus), rechnet ihn aber mit diesen zum unteren Verästelungsgebiet des Beckens. Setzen wir diese letzte Behauptung vorläufig bei Seite, so ist das thatsächliche Verbreitungsgebiet unseres Nerven von Voigt recht gut angegeben. Es fragt sich nur, ob der N. perforans der beiden Autoren Voigt und Schwalbe der gleiche ist, ferner, welchen von beiden angegebenen Wegen der Nerv nimmt, um an die Gesässhaut zu gelangen; drittens, ob die mit Bestimmtheit umgrenzte Hautpartie auch stets von dem in Rede stehenden Nerven versorgt wird. — Die erste Frage würde wohl insofern zu bejahen sein, als beide Autoren den Ursprung des Nerven auf S_3 und S_4 verlegen; doch ist es mir sehr zweifelhaft, wird wenigstens aus der Beschreibung nicht klar, ob Voigt den Nerven auch vom N. pudendus abgehen sah. Bezüglich des Weges haben Beide Recht, denn der Nerv kann nach meinen Beobachtungen sowohl durch das Lig. sacrotuberosum als zwischen diesem und dem

Lig. sacrospinosum verlaufen, ausserdem aber finde ich ihn auch noch einfach dorsal zum Lig. sacrotuberosum, sodass er also nicht das Ligament, sondern die von demselben entspringende Portion des M. glutaeus maximus durchbohrt. — Zur Beantwortung der dritten Frage können wir die beim Lendengeflecht citirten Auslassungen Voigt's heranziehen, nach denen die Nervenendbezirke immer dieselben bleiben, die dahin gelangenden Nervenfasern aber verschiedene Wege einschlagen können. An der „flügelartigen“ Hautpartie des Gesässes lässt sich dies recht gut demonstriren, denn abgesehen davon, dass der Nerv dieses Gebietes keineswegs immer ein Perforans ist, laufen seine Fasern bald ganz oder theilweise in der Bahn des N. cutaneus fem. post. d. h. mit den Nn. clunium inferiores, bald erscheinen sie zu einem Theile in einem isolirten N. perforans coccygeus maior, bald entsteht der Nerv ganz oder zum Theil aus dem Anfange des N. pudendus.

Bei solcher Veränderlichkeit müssen wir wohl die einzelnen Fälle etwas näher ins Auge fassen. — Was zuerst die Bezeichnung „N. perforans lig. sacrotuberosi“ anbetrifft, so passt sie nur, wenn der Nerv wirklich das Ligament durchbohrt. Das kommt nun ziemlich häufig zur Beobachtung, und der Nerv läuft dann gewöhnlich neben einem Aste des A. pudenda durch einen (bis 15 mm) breiten, glattwandigen Kanal*) ungefähr 2 cm lateral vom Steissbeinrand im Lig. sacrotuberosum, meist durch dessen ganze Breite, um sich am Distalrand aufwärts zu wenden. Der Nerv bricht aber vielleicht ebenso oft zwischen den Ligg. sacrotuberosum und sacrospinosum nach aussen durch, entweder allein oder mit einem Bündel des N. pudendus für die Haut des Perineum oder mit dem N. haemorrhoidalis. Er verdient dann seinen Namen ebensowenig, wie wenn er dorsal zu dem Lig. sacrotuberosum durch den Ursprung des M. glutaeus maximus verläuft. Ausserdem aber giebt es noch andere Nerven, welche gelegentlich das Lig. sacrotuberosum durchsetzen, so z. B. der Ram. perinealis des Cutaneus fem. posticus nahe am Tuberansatz des Bandes, oder die in einem gemeinsamen Stamm zusammengefassten Nn. sacrales posteriores nahe am Sakrum. Aus diesem Grunde und zugleich wegen seiner engen Beziehungen zu den Nn. cutanei clunium inferiores, wie wir gleich sehen werden, halte ich es für richtiger, den Nerven nach seinem Endgebiet als „N. cutaneus clunium inferior medialis zu bezeichnen, ein Name, der über den Verlauf nichts präjudizirt. Für die weitere Beschreibung hier mag vorläufig der Name „perforans“ beibehalten werden.

Unter 34 speciell daraufhin bearbeiteten Plexus fanden sich nun 22 selbständige

---

*) Der Kanal kann auch für die Arterie allein vorhanden sein, ohne dass ein Nerv sie begleitet.

Nn. perforantes verschiedenen Durchgangs, wie eben beschrieben, aber ziemlich gleichwerthig im Verbreitungsgebiet. Zur Feststellung der Identität dieser Perforantes mit den in Frage kommenden Nerven Voigt's und Schwalbe's kann ich mich natürlich nur genau an die gegebenen Beschreibungen halten, und danach würde Schwalbe's Perforans unter dieser Zahl nur dreimal vertreten sein, Voigt's Nerv aber zu einer ganz anderen Gruppe, den Nn. perforantes coccygei, gerechnet werden müssen, die unter die 22 nicht mit einbegriffen sind. In den Fällen, wo der Nerv in Uebereinstimmung mit Schwalbe zu dem N. pudendus gehört, entspringt er zweimal von dessen Anfang, und zwar dorsal, einmal löst er sich von einem Aste des Pudendus, während dieser das proximale Ende des Lig. sacrotuberosum durchbohrt (Fig. 3, 11). Bei allen dreien bezieht er seine Fasern aus S_2 und S_3, nicht aus S_4. Sämtliche übrige Fälle lassen den Perforans bis auf die Plexuswurzeln weit proximalwärts verfolgen und leicht von der Nachbarschaft isoliren. Der Nerv läuft stets dorsal zum Plexus und zeigt im Ursprung deutlich die Abhängigkeit von der Verschiebung des N. furcalis, indem seine Fasern bei abnormem N. furcalis (L_5) hauptsächlich aus S_3 abzuleiten sind, ebenso bei normalem Plexusübergang mit geringem lumbosacralem Bündel des L_4. Je stärker dann das letztere wird, um so bestimmter rückt der Ursprung des Perforans auf S_2. Ein einfacher Ursprung aus S_2 bezw. S_3 scheint ebenso häufig vorzukommen, als ein doppelter aus S_3 S_2 bezw. S_2 S_3. Nur einmal trat auch ein minimales Faserbündel aus S_4 hinzu (Fig. 8). Sonst beobachtete ich noch an dem Nerven mehrere Male eine Abspaltung kleiner seitlicher Zweige innerhalb des Beckens, die lateral vom Hauptnerven das Ligam. sacrotuberosum durchsetzten (Fig. 13). — Einmal sah ich ausserhalb des Beckens eine Anastomose zwischen einem Zweige des Perforans und dem Ramus perinealis pudendi.

Die Stärke des Nerven variirt ein wenig, aber innerhalb mässiger Grenzen. — Der typische Perforans meiner Beobachtung passt also nicht auf den Perforans Schwalbe's: doch bedeutet meiner Ansicht nach die Variante im Austritt aus dem Plexus keinen tiefern Unterschied, sondern es verlaufen in Schwalbe's Fällen einfach die Fasern noch bis zum Anfange des Pudendus in der letzten Plexuswurzel, in welcher ventrale und dorsale Elemente nur höchst unvollkommen getrennt werden können. Wie weit dabei noch ein innerer Zusammenhang zwischen Pudendus und Perforans ins Gewicht fällt, werden wir am Schlusse dieser Arbeit bei der Erörterung der Homologien zwischen Plexus- und Interkostalnerven erfahren. Zu den dorsalen Elementen müssen wir den Nerven, abgesehen von seinem Endgebiet, schon deshalb rechnen, weil er öfter innerhalb des Beckens der letzten Wurzel der dorsalen Portion

des N. cutaneus fem. posticus — speziell dem N. cutaneus clunium, der die Haut über der Mitte des Glutaeus maximus versorgt — angeschlossen ist oder auch noch vor dem Austritt eine Anastomose an dieselbe sendet (Fig. 27, 9). Ganz direkt werden wir aber auf eine derartige Zusammengehörigkeit durch Befunde hingewiesen, wo auf der einen Seite ein typischer Perforans ausgebildet ist, auf der andern Seite derselben Leiche dagegen erst ausserhalb des Beckens sich vom N. cutaneus fem. post. ein Ast abspaltet, der dorsal vom Tuber oder vom Tuberansatz des Lig. sacrotuberosum unter dem Glutaeus maximus wegzieht, um die gleiche Hautpartie wie der anderseitige Perforans zu versorgen. Es ist dann nicht schwer bei Auflösung des N. cutaneus fem. posticus die Identität der beiderseitigen Nerven auch im Ursprung festzustellen.

Nach diesen Auseinandersetzungen könnte es vielleicht scheinen, als ob Voigt irrthümliche Angaben über den Nerven seines „flügelartigen" Hautbezirkes gemacht hätte. Wir würden unserm Vorsatze untreu werden, wollten wir nicht versuchen zu vermitteln. Und die Einigung ist leicht zu Stande zu bringen, wenn beide Theile ein wenig nachgeben. Voigt's flügelartige Erweiterung seines sog. unteren Verästelungsgebietes des Beckens ist nämlich von geringerem Umfange als das Gebiet des Schwalbe'schen und unsres typischen Perforans. Den N. cutan. clunium internus superior Voigt's, „den grössten der hauptsächlich an die Haut der Gesässrinne in der Umgebung des Steissbeins gehenden Nn. cutanei perforantes, findet man in Plexus mit normalem N. furcalis, starkem Zuschuss aus L_4 an den Plexus sacralis und mangelndem typischem Perforans am schönsten ausgebildet, besonders auch betreffs des Verbreitungsbezirkes (Fig. 6, 7). Mit starker Wurzel aus S_4, schwächerer aus S_3 und gelegentlicher kleiner Zugabe auch noch aus S_2 stammend, bohrt sich dieser Nerv nach kürzerem oder längerem Verlauf über dem M. coccygeus durch diesen Muskel und durch das Lig. sacrospinosum, geht zwischen diesem und dem Lig. sacrotuberosum hindurch und steigt dann medial vom Tuber ischii um den Distalrand des M. glutaeus maximus herum schräg lateral aufwärts. Er versorgt den proximalen Theil der Gesässrinne durch kürzere Zweige, reicht aber lateralwärts nicht so weit auf das Gesäss, wie unser typischer Perforans, sondern wird da noch supplirt durch einen am Tuber aufsteigenden Zweig der Nn. cutan. clunium inf. Der Nerv ist schwach und greift nur wenig über die Gesässrinne hinaus, sobald ein kräftiger typischer Perforans vorhanden ist, auch rückt er bei abnormer Lage des N. furcalis mit seinem Ursprung mehr distalwärts, sodass die Fasern aus S_3 schwinden, dagegen aus S_5 neue hinzutreten. Das Verhalten zu den beiden Ligamenten ist kein konstantes; der Nerv

kann z. B. nur den Distalrand des Lig. sacrospinosum durchbohren oder auch einfach distal um diesen Rand nach aussen gelangen.

Der ganzen Lage nach gehört der Nerv zusammen mit den Derivaten des Plexus coccygeus, den Nn. perforantes coccygei, und ist, gleichviel ob er sich mehr oder weniger weit in die Gesässhaut lateral erstreckt, stets als der erste, kräftigste dieser Nerven zu erkennen. Ich möchte ihn daher als N. perforans coccygeus maior bezeichnen (s. auch bei Plex. coccygeus).

Vergleiche ich den von mir beim Gorilla beschriebenen Perforans mit den hier geschilderten Formen, so entspricht er am meisten dem Voigt'schen Nerven, denn er ist dort beiderseits zum Plexus coccygeus zu rechnen. Bei der geringen Entwicklung des Gesässes des Gorilla deckt sich das Verbreitungsgebiet allerdings nicht ohne weiteres mit dem unsres typischen Perforans, auch habe ich damals an dem abgehäuteten Thiere die Grenzen dieses Gebietes nicht genauer feststellen können.

10. *Plexus pudendalis.*

So leicht sich das Verbreitungsgebiet der dem Plexus pudendalis entstammenden Nerven von dem des Plexus ischiadicus abgrenzen lässt, so schwierig wird es die Ursprünge der beiden Geflechte von einander zu trennen. Wohl aus diesem Grunde hat Henle einfach einen N. pudendohaemorrhoidalis als Theil des Plexus sacralis angenommen, die Plexusbildung nur nebenbei berücksichtigend, während Andere, z. B. Schwalbe und Gegenbaur, bestimmt den Plexus sacralis in einen Plexus ischiadicus und pudendalis zerlegen. Im Hinblick auf die Verbreitungsbezirke wird man letzterer Ansicht beipflichten müssen; lösen wir aber das Geflecht am Ursprung nach Möglichkeit in seine Bestandtheile auf, so erscheint uns der Plexus pudendalis nicht einfach als unterer Anhang des Plexus ischiadicus (Hyrtl), sondern er ist in diesen ein Stück hineingeschoben. Nach Schwalbe besteht der Plexus pudendalis besonders aus S_3 und S_4, die durch eine Schlinge mit S_5 verbunden sind, seltner kommt noch ein Zuschuss aus S_2 hinzu. Gegenbaur rechnet S_4, S_5, C und Bestandtheile von S_2 und S_3, auch Henle giebt als proximale Grenze S_2 an und Asp, der eine Grenze zwischen Plexus ischiadicus und pudendalis in Abrede stellt, lässt den N. pudendus aus S_3 und S_4, bisweilen auch aus S_2 entstehen. Der Hauptnerv des Geflechts ist der N. pudendohaemorrhoidalis, dessen drei Aeste von der Peripherie her meist leicht auseinander gelegt werden können. Dabei finde ich aber durchweg einen engeren Zusammenschluss des N. penis mit dem N. perinei, während der N. haemorrhoidalis sich, wie auch vielfach beschrieben, häufig schon im Becken von den beiden andern

trennt. Ich habe deshalb im Folgenden einfach einen N. pudendus von einem N. haemorrhoidalis unterschieden. Der N. penis ist mit seinen Ursprüngen ventral zu denen des N. perinei, und dieser wiederum ventral zu den Wurzeln des N. haemorrhoidalis orientirt. Zugleich begreift der N. penis die am weitesten proximal, der N. haemorrhoidalis die am weitesten distal entspringenden Fasern in sich; der N. perinei, der stärkste von den dreien, wird meist aus allen in Frage kommenden Plexuswurzeln gespeist. Die Hauptwurzel stammt, wenn wir von dem ganzen N. pudendohaemorrhoidalis ausgehen, fast durchweg aus S_3, ohne dass damit die Abhängigkeit des Ursprungs von der Lage des N. furcalis bezw. der Verschiebung des Plexus lumbosacralis in Abrede gestellt würde. Denn wir sehen bei sehr starkem lumbosacralem Zuschuss aus dem normalen N. furcalis und bei Ueberkreuzung zwischen L_3 und L_4 die Hauptwurzel des Pudendohaemorrhoidalis auf S_2 rücken. Dazu kommen dann noch Beiträge aus S_4, S_3, S_1, seltener noch aus L_5, niemals aus S_5. Im Einzelnen entspringt der N. pudendus bei abnormem N. furcalis (L_5) aus S_3 S_4 S_2 S_1, bei Ueberkreuzung zwischen L_4 und L_5 und bei geringem Zuschuss des normalen N. furcalis an den Plexus sacralis aus S_3 S_2 S_4 S_1, weiter mit wachsender Zuschussportion aus S_3 S_2 S_1 S_4, — S_3 S_2 S_1 L_5 — S_2 S_3 S_1 L_5, letzteres auch bei Ueberkreuzung zwischen L_3 und L_4. In gleicher Weise rückt der N. haemorrhoidalis von S_4 S_3 auf S_4 S_3 S_2 — S_3 $S_4^?$ S_2 — S_3 S_2 $S_4^?$ — S_3 S_2. Das Vorwärtsrücken des N. pudendohaemorrhoidalis in Abhängigkeit von der Verschiebung des ganzen Plexus lumbosacralis ist danach ebensowenig zweifelhaft, wie die konstante Betheiligung des 1. und 2. Sacralnerven an seiner Bildung. Die Wurzel aus S_2 ist immer leicht nachzuweisen, die aus S_1 allerdings in weit distal gerückten Plexus ebenso wie die aus L_5 nur bei sauberer Ablösung der Ursprünge der Nerven für Obturator internus und Gemellus superior, denn sie steckt entweder zwischen diesen und den Tibialiswurzeln, oder ist direkt einem der ersteren oder auch einem Wurzelfaden des Nerven für den langen Bicepskopf angeschlossen und oft ausserordentlich zart. Diese erste Wurzel des Pudendus gelangt typisch in den N. penis. Die proximalen Ursprünge des Pudendus liegen stets ventral zur letzten Tibialiswurzel und nicht dorsal, wie Paterson und nach ihm Gegenbaur es zeichnen. Dadurch charakterisirt sich der Nerv als ventrales Plexusderivat, auch wenn S_3 nicht mehr so deutlich wie die vorhergehenden Sacralnerven in dorsalen und ventralen Truncus zerlegbar ist.

Aus dem Vorstehenden erhellt, dass v. Jhering's N. bigeminus, „der erste Nerv des Plexus sacralis, der sowohl in den N. ischiadicus einen Ast sendet als in

den N. bezw. Plexus pudendus", beim Menschen keineswegs S_2 ist, und damit schwindet zugleich die hohe morphologische Bedeutung, die v. Jhering ihm zuerkennt.

Ueber den peripheren Verlauf des N. pudendohaemorrhoidalis vermag ich nichts Besondres beizubringen, zumal häufig von einer peinlichen Verfolgung der Zweige abgesehen wurde, da es für meine Zwecke nur darauf ankam die Hauptäste als solche festzustellen. Dass gelegentlich ein Zweig des oberflächlichen Perinealastes des Pudendus oder der N. haemorrhoidalis auf eine Strecke das Lig. sacrotuberosum durchsetzt, kann bei der unmittelbaren Nachbarschaft der Theile nicht auffallen. Ebenso oft durchbohrt der N. haemorrhoidalis das Lig. sacrospinosum, wenn er, schon am Ursprung vom Pudendus isolirt, nicht mit diesem zugleich aus dem Becken austritt, sondern zunächst ventral vom Lig. sacrospinosum bleibt. —

Die übrigen zum Plexus pudendalis gerechneten Nerven gehen teils an die Muskeln des Beckenbodens, teils an die Beckeneingeweide direkt oder durch Vermittlung des Plexus haemorrhoidalis inferior. Von den Muskeln ist der M. curvator coccygis beim Menschen meist bis auf ein paar vom 4. und 5. Sacralwirbel zur Vorderfläche des Steissbeins herabziehende sehnige Streifen geschwunden; der M. coccygeus kann mehr oder weniger sehnig umgewandelt und dem Lig. sacrospinosum assimilirt sein. Ganz entsprechend der vorhandenen Muskelmasse verhalten sich die Nerven. Man wird also immer erwarten dürfen den Nerven für den M. levator ani zu finden, wie er parallel den Nn. vesicales inferiores auf der Innenseite seines Muskels weit ventralwärts zieht. Seltener bohrt er sich bald nach seinem Austritt aus dem Plexus in die Muskelmasse ein und verläuft in ihr nach vorn. Nach den Angaben der Lehrbücher entspringt der Nerv aus S_4, nach Krause (Handbuch) und Luschka auch aus S_5. Die Wurzel aus S_4 ist fast immer vorhanden und zugleich bei weit distal gerücktem Plexus lumbosacralis die stärkere; dazu tritt noch eine zweite schwächere aus S_3. Trotz einigem Hin- und Herschwanken lässt sich doch erkennen, dass mit dem Vorrücken des ganzen Plexus auch der Ursprung des Levatornerven proximal geschoben wird. Es betheiligt sich allmählig auch S_2; dann bildet S_3 die Hauptwurzel, und zuletzt, wenn der normale N. furcalis die bei weitem grösste Masse seiner Fasern dem Plexus sacralis zuschickt, schwindet die Wurzel aus S_4 ganz, der Nerv stammt nur noch aus S_3 S_2. Aus S_5 sah ich nur wenige Male ein Fädchen an den Levatornerven herantreten u. zw. durch Vermittlung der zwischen S_4 und S_5 vorhandenen kurz gespannten Ansa. — Eine andere Beobachtung, die ich leider erst ganz am Schluss meiner Untersuchung machte, sodass ich mich noch nicht specieller damit befassen konnte, füge ich hier noch ein. Bei der Demonstration eines N. perfo-

ramus coccygeus maior (s. Plexus coccygeus), der einen Teil der Fasern für den M. coccygeus mitführte, dann aber diesen Muskel flach durchsetzte, um in die Fossa ischio-rectalis zu gelangen, vermochte ich ein paar feine Nervchen in die Aussenfläche des M. levator ani, und zwar an die zum Rectum ziehende Portion, zu verfolgen. Wird dieser Befund durch weitere Beobachtungen gestützt, so würde sich durch eine solche doppelte Innervation ein Unterschied in der morphologischen Bedeutung der Abschnitte des Levator ani ergeben.

Der M. coccygeus erhält meist mehrere Fäden, die vom distalen Rande des Plexus pudendalis abgehend gewöhnlich sofort oder nach kurzem Verlaufe in die Beckenfläche des Muskels eindringen. Verfolgt man jedoch die Nervchen nicht bis an ihr Ende, um sich zu überzeugen, dass sie wirklich dem Muskel angehören, so läuft man Gefahr, in wechselnder Anzahl vorhandene zarte Fäden, die das Lig. sacrospinosum und den M. coccygeus schräg durchsetzen und in der Haut der Gesässrinne nächst dem Steissbein endigen, dem M. coccygeus zuzutheilen. Bei der sehr variablen Ausbildung des Muskels wechselt auch die Stärke und der Ursprung seiner Nervenfasern nicht unbeträchtlich, und ich vermag deshalb nicht mit gleicher Sicherheit wie bei dem Levatornerven die proximal gerichtete Verschiebung der Ursprünge zu konstatiren. Dazu würde jedenfalls ein viel grösseres und speziell mit Rücksicht auf die Muskelmasse bearbeitetes Material nothwendig werden. Nur soviel scheint mir festzustehen, dass bei dem gewöhnlichen Ursprung aus S_3 und S_4 annähernd gleich häufig S_3 wie S_4 die kräftigere Wurzel sein kann, und dass erst bei sehr starkem Zuschuss aus L_4 an den Plexus sacralis Fasern aus S_2 hinzukommen, indes die Portion aus S_4 verloren geht. Dagegen sind bei weit distal geschobenem Plexus auch Fasern aus S_5 sicher betheiligt. Im aufgefaserten Plexus liegen die Wurzeln des Nerven für den Levator ani ventral zu denen des Coccygeusnerven.

Das Vorkommen eines M. curvator coccygis prozentisch festzustellen, habe ich unterlassen. In den beobachteten Fällen, wo er entwickelt war (etwa 15), wurde er aus S_4, gelegentlich unter geringer Mitwirkung von S_5, innervirt. Sein Nerv ist häufig einem der Nn. perforantes coccygei angeschlossen und senkt sich in die ventrale Fläche des Muskels.

Den Nn. viscerales konnte ich schon wegen der Verwendung des Leichenmaterials nicht genügende Sorgfalt zuwenden. Im Ganzen bestätigen meine Befunde die vorhandenen Angaben. Die Hauptmasse dieser Nerven stammt aus S_3, dazu kommt etwas weniger aus S_4, selten — nur bei weit distal geschobenem Plexus —

auch noch aus S_5. Der 2. Sakralnerv betheiligt sich häufig, manchmal sogar recht kräftig. Die Ursprünge dieser Nerven liegen noch ventral zu denen des Levatornerven.

11. *Plexus coccygeus.*

Die Beschränkung des Plexus caudalis s. coccygeus auf den ersten Steissnerven und den Zuschuss aus den beiden letzten Sacralnerven, wie es meist geschieht, lässt sich nicht für alle Fälle aufrecht erhalten, da dies Geflecht zwar nicht in gleicher Weise innig mit dem proximal davon gelegenen Plexus pudendalis verbunden ist, wie der letztere mit dem Plexus ischiadicus, aber bei einer Verschiebung des ganzen Lumbosacralplexus mitbetheiligt zu sein scheint. Auch hier ist die Abgrenzung eines besonderen Plexus coccygeus nur nach dem Verbreitungsgebiet der aus ihm entstehenden Nerven zu bewerkstelligen. Dies Gebiet umfasst jederseits nur ein kleines Kreissegment der Haut lateral von und über dem Steissbein. Voigt nennt die dabei in Frage kommenden Nerven „Nn. cutanei perforantes". Er allein von allen Autoren rechnet ihre Ursprünge proximal bis S_3, sonst wird allgemein mehr oder weniger bestimmt nur ein Zuschuss aus S_4 erwähnt und die Bezeichnung „Nn. anococcygei" verwandt. Diesen Namen tragen aber bei den verschiedenen Autoren nicht immer die gleichen Nerven, denn in dem einen Falle sind nur Hautnerven (wie bei Voigt) darunter verstanden, in dem andern sollen die Nn. anococcygei auch noch die Mm. coccygeus und levator ani versorgen (Krause, Luschka, Hyrtl, Langer). Solche Differenzen erklären sich ohne Weiteres aus einer gewissen Ineinanderschiebung des Plexus pudendalis und coccygeus. Der letztere reicht proximal gelegentlich bis auf S_2, wenn nämlich aus einem normalen N. furcalis mehr als drei Viertel der Fasern in den Plexus sacralis übergehen. Da in solchem Falle S_2 auch die Hauptwurzel für den Plexus pudendalis bildet, aus S_3 und S_4 aber noch Nerven an die Muskulatur des Beckenbodens gelangen, die wir in das Gebiet des Plexus pudendalis gerechnet haben, so entstehen derartig komplizirte Verhältnisse durch die Absonderung eines Plexus coccygeus, dass man Asp's Verlangen, den Plexus sacralis einheitlich aufzufassen, wohl versteht. Aber auch hier wie beim Plexus pudendalis empfiehlt es sich doch vielleicht mehr, sich an das Verbreitungs- und nicht an das Ursprungsgebiet zu halten.

Gehen wir vorläufig noch nach der gebräuchlichen Einteilung, so bleiben uns als Derivate des Plexus caudalis nur Hautnerven übrig, die Nn. cutanei perforantes (Voigt) oder, wie ich sie nennen möchte, Nn. perforantes coccygei. Es sind deren 3 bis 5 vorhanden, je nachdem der Plexus weit distal oder weit proximal verschoben

ist und je nach der stärkeren oder geringeren Rückbildung des kaudalen Körperabschnittes. Immer ist der erste der Nerven der stärkste, er entspricht augenscheinlich dem N. anococcygeus Schwalbe's, dem N. cutan. clunium internus superior Voigt's. Greifen wir als Paradigma zunächst einen Plexus mit normalem N. furcalis, der weniger als die Hälfte in den Plexus sacralis schickt, heraus, so sehen wir S_4 mit S_5, S_5 mit C_1 und diesen wieder mit C_2 durch kurz gespannte Schlingen verbunden. Von der ersten dieser Ansae entspringt ein ganz ansehnlicher Nerv, der seine Fasern hauptsächlich aus S_4, weniger oder gar nicht aus S_5 bezieht. Er läuft schräg lateral und distal über den Ursprung des M. coccygeus am Kreuzbein, führt gelegentlich noch Fasern für den M. coccygeus und curvator coccygis mit sich und verlässt das Becken entweder, indem er den M. coccygeus schräg durchbohrt, oder zwischen diesem und dem Hinterrand des M. levator ani. Er kann dann einfach um den Distalrand des Lig. sacrospinosum herum zur Haut treten, durchbohrt aber nicht selten auch dieses Band und läuft ein Stück zwischen ihm und dem Lig. sacrotuberosum, dessen Rand er manchmal noch ebenso wie die distalen Ursprünge des M. glutaeus maximus durchsetzt. Seine Verbreitung in der Haut der Gesässrinne und der benachbarten Gesässpartie ist am Schlusse der Besprechung des N. perforans lig. sacrotuberosi bereits gedacht.

Gegen diesen N. perforans coccygeus maior sind die übrigen Nn. perff. coccygei minores recht zart. Sie entstehen aus der Ansa zwischen S_4 und S_5 bezw. S_5 und C_1 und liegen anfangs dicht neben einander. Sie verlaufen rein distalwärts, höchstens der erste noch mit leichter lateraler Ablenkung, und biegen der Reihe nach dorsalwärts um, u. zw. regelmässig im Niveau der Symphyse oder Synostose zwischen je zwei Wirbelrudimenten, sodass also der erste lateral von der Symphysis sacrococcygea, der letzte an der Synostose des 3. und 4. Steisswirbels zu finden ist. Sie zeigen also eine ausgesprochene segmentale Anordnung, wie es bei allen Wirbelthieren mit langer Schwanzwirbelsäule der Fall ist. Alle geben eine Anzahl feiner Periostzweige an das Steissbein, bevor sie die Haut der Gesässrinne (die letzten nur die Haut über der Steissbeinspitze) erreichen. Sowohl der N. perforans coccygeus maior wie der erste der Perff. minores ist gewöhnlich begleitet von einem Zweige der A. sacralis lateralis. — Von diesem Beispiel ausgehend verstehen wir die Abweichungen, wie sie bei Ueberkreuzung und Verlegung des N. furcalis auf L_5 einerseits, bei sehr starkem Faserübergang aus dem normalen N. furcalis in den Plexus sacralis andrerseits uns entgegentreten. Im ersten Falle (Fig. 8) ist der N. perforans coccygeus maior auf S_5 verlegt, im letztern (Fig. 6, 7) dagegen bezieht er noch Fasern aus S_3 und

S_2, nicht mehr aus S_3; dann erscheint auch der erste der Nn. perforr. minores kräftiger und, von den andern schärfer abgesetzt, durchbohrt er meist den M. coccygeus und einen Theil des Lig. sacrospinosum auf seinem Wege nach der Haut. —

12. *Rami posteriores.*

Ueber die Rami posteriores der Lendennerven habe ich zu den bekannten Thatsachen nichts hinzuzufügen. Die Schlingenbildung zwischen den drei oberen, aus der die Nn. cutanei clunium superiores hervorgehen, ist ebenso charakteristisch wie das Geflecht auf der dorsalen Fläche des Kreuzbeins, welches von Voigt (l. c. pag. 23) gut beschrieben ist, speziell auch was den Verlauf der einzelnen Zweige angeht. Da finde ich auch eine häufige Eigenthümlichkeit dieses Plexus sacralis posterior verzeichnet, die ich sonst vermisse. Statt dass nämlich mehrere einzelne Nerven aus dem Geflecht direct nach hinten zur Haut gelangen, sammeln sie sich in einem kräftigen Stamm, der unter dem Ursprung des Glutaeus maximus in einem straff bindegewebigen Kanal abwärts verläuft, um entweder zwischen den distalen Faserbündeln dieses Muskels oder durch den distalen Rand des Lig. sacrotuberosum (dicht am Sacrum) und um den Glutaeus max. herum auf- und lateralwärts, etwa in der Richtung des Kreuzbeinrandes sich in seine Endäste aufzulösen. Im letzten Falle hätten wir also noch einen N. perforans lig. sacrotuberosi, der mit den vorher behandelten Perforantes nichts gemein hat, sich auch im Verbreitungsbezirk scharf sowohl von dem N. cutan. clunium inferior medialis (unserm typischen Perforans) als von dem N. perforans coccygeus maior abgrenzt.

III.

„Das Nervensystem", sagt Fürbringer, „ist das konservativste, den geringsten Veränderungen (Anpassungen) unterworfene System", citirt v. Jhering (pag. 15) und fährt fort: „Und gerade dieses konservativste System sollte eine Variabilität zeigen, wie wir sie von keinem andern Organsystem kennen? Welche riesigen Umwandlungen müssten die Plexus erleiden an der Halswirbelsäule der Vögel und am Rumpfe der Saurier, wenn die in die Zusammensetzung der Plexus eingehenden Nerven nicht als homologe Theile angesehen werden dürften! Und von all diesen Umwandlungen sollten wir nichts merken! Immer die gleiche Zusammensetzung der Plexus und die gleichen Beziehungen der aus ihnen entspringenden Nerven zu denselben Muskeln und doch keine Homologie?!"

Ich setze diese Worte an die Spitze meiner Schlussbetrachtungen, weil ich

nicht zum wenigsten durch sie veranlasst worden bin, die gewonnenen Thatsachen auch noch auf allgemeinere Gesichtspunkte hin zu verarbeiten. Schon Meckel hat die grosse Beständigkeit des Nervensystems hervorgehoben, und sie wird ausser von den oben genannten jetzt wieder mannigfach verteidigt, freilich auch von anderer Seite, z. B. von Cunningham, stark angefochten. Soweit hierbei Beständigkeit gleichbedeutend mit Unveränderlichkeit in Anordnung und Verlauf sein soll, muss ich sie allerdings nach meinen Untersuchungsergebnissen ebenfalls in Abrede stellen, während ich auf der anderen Seite eine grosse, aber nicht auf den ersten Blick zu Tage liegende Beständigkeit in den Beziehungen der Nerven zu ihrem Versorgungsgebiete überall ausgesprochen finde. Ich meine damit die unveränderlichen Beziehungen zwischen ventralen bezw. dorsalen Nerven zu ventralen bezw. dorsalen Versorgungsbezirken. Im übrigen sehe ich in den Nerven gerade dasjenige Organsystem, welches empfindlicher und darum deutlicher als alle andern schon die geringsten Veränderungen im Aufbau des Organismus wiederspiegelt.

Wer den bisherigen Auseinandersetzungen gefolgt ist, wird, glaube ich mit Sicherheit annehmen zu können, den Eindruck erhalten haben, dass Umwandlungen doch recht gut zu bemerken sind, die Zusammensetzung der Plexus durchaus nicht immer die gleiche ist, und dass der Plexus lumbosacralis des Menschen gegenüber den Verhältnissen des Plexus brachialis in seinem Aufbau noch eine grosse Labilität zeigt. Denn trotz kleiner Schwankungen weist das Armnervengeflecht doch niemals derartige Differenzen in den Ursprüngen der abgehenden Nervenstämme auf, wie sie die folgende Zusammenstellung erkennen lässt.

Verhalten des N. furcalis	Cruralis	Obturatorius	Tibialis	Peroneus
N. furcalis aus L_5	L_4 L_3 L_5 L_2	L_4 L_3 L_5 L_2	S_2 S_1 L_5 S_3 S_4	S_1 S_2 L_5 S_3
Doppelter N. furcalis aus L_3 und L_4	L_3 L_2 L_1 L_4 D_{12}	L_3 (=) L_2 L_1	S_1 L_5 L_4 S_2 L_3	L_5 L_4 S_1 L_3

Ich greife absichtlich die beiden Extreme aus meinen Beobachtungen heraus, um den Gegensatz recht drastisch zu machen; die zwischen beiden liegenden Stadien sind ja eingehend geschildert. Und wenn ich im Eingang dieser Abhandlung zunächst nur von einer Verschiebung des N. furcalis sprach, so ist es jetzt, nach der Erörterung der einzelnen Nerven doch wohl kaum mehr zweifelhaft, dass mit einer solchen Verschiebung in allen Fällen eine gleichsinnige Aenderung im Ursprung der Plexusderivate einhergeht. Mussten wir schon dort dem N. furcalis die gewichtige Bedeutung eines unter allen Umständen stabilen Plexusbestandtheils, der durch die

ganze Wirbelthierreihe hindurch als homolog zu betrachten ist, aberkennen, so werden wir jetzt erst recht dazu genöthigt sein, diese Bezeichnung lediglich als Namen für eine charakteristische Form zu gebrauchen. Den Beweis also, dass der N. furcalis unbeständig in seiner Lage ist, haben die vorstehenden Untersuchungen erbracht, und damit fällt das Gebäude, welches v. Jhering auf diesem unsichern Fundament errichtet hat, zusammen. — Auch im Einzelnen erweist sich v. Jhering's Voraussetzung, dass der N. furcalis von den Amphibien bis zum Menschen gleichbedeutend sei, als ungenau, denn die Verhältnisse bei den urodelen Amphibien sind, ganz abgesehen von der Anzahl der in den Plexus lumbosacralis eingehenden Spinalnerven wesentlich von dem der höhern Wirbelthiere verschieden. Da ist der N. obturatorius keineswegs sofort mit dem der Säuger zu homologisiren, sondern nur mit einem kleinen Bruchtheil desselben, während die Hauptmasse der Fasern proximal über den Beckenrand zum Schenkel zieht. Wir haben im N. obturatorius accessorius des Menschen noch einen Rückschlag auf diese Spaltung des Nerven für die Adductores femoris kennen gelernt. Der N. cruralis der Urodelen dagegen verläuft in der Hauptsache um den distalen Beckenrand.*) Doch erscheint dieser Punkt mehr nebensächlich gegenüber anderen, die v. Jhering als Argumente für die Stabilität des Plexusbaues und der Plexuslage gegen die vorhandenen Hypothesen, betreffend Plexusverschiebungen, sammelt. Ganz besonders wendet er sich gegen die Annahme einer Umformung der Plexus durch Eintreten distaler, bei gleichzeitigem Austreten proximaler Spinalnerven, wodurch Solger (Morphol. Jahrb. I) die Differenzen in der Lage des Plexus brachialis bei Bradypus und Choloepus zu erklären sucht. Irgend welchen Beweis für seine Hypothese hat Solger allerdings nicht erbracht, und wenn v. Jhering meint, es müsse besonders schwer verständlich sein, „sich vorzustellen, dass die Umbildung der Wirbelsäule zugleich eine Umwandlung des Plexus brachialis zur Folge gehabt haben sollte, denn die Umänderung des Charakters eines Wirbels beeinflusst das Verhalten der Spinalnerven in keiner Weise", so kann man dem recht gut zustimmen, freilich im Widerspruch zu Gegenbaur. Wenigstens ist dessen Anmerkung auf pag. 481 (Anatomie des Menschen): „Die Verschiedenheiten in der

*) v. Jhering kann sich hier allerdings auf Gegenbaur berufen, der in seinem Grundriss der vergleich. Anatomie (1878 pag. 539) sagt: „Die für die Hinterextremitäten bestimmten Nerven gehen bei den Amphibien aus einem meist durch 3 Nerven gebildeten Geflechte hervor. Ein daraus entstehender vorderer Nerv bildet den N. cruralis, ein stärkerer, aus fast allen in den Plexus eingehenden Ramis sich zusammensetzender Nerv stellt den Ischiadicus vor, welcher auch bei den höheren Wirbelthieren den Hauptnerv der Extremität bildet.

Konstitution des Sacrum finden auch in dem Nerven einen treuen Ausdruck", nicht anders zu verstehen, als dass den Umbildungen der Wirbelsäule ein Einfluss auf das Verhalten der Nerven eingeräumt wird. Eher wäre wohl das Umgekehrte möglich, dass nämlich die Umänderung des Charakters eines Spinalnerven mit seiner zugehörigen Weichtheilgruppe bestimmend für die Konfiguration der Wirbelsäule wird. Denn so wenig mir in den Sinn kommen kann, den Werth der Resultate der vergleichenden Osteologie zu unterschätzen, will es mir doch scheinen, dass die Vergleichung des Stützgerüstes allein nie die Bedeutung beanspruchen kann, wie eine Vergleichung des Skeletes in engstem Zusammenhang mit Muskulatur und Nerven. Die gegenseitige Abhängigkeit dieser drei Organsysteme ist immer wieder zu betonen, im Besonderen auch die Abhängigkeit der Skeletformen von der Muskulatur, die wiederum ohne ihre Nerven nicht gedacht werden kann. Auch wird nicht ausser Acht gelassen werden dürfen, dass das Skeletsystem sowohl phylo- als ontogenetisch jünger als die beiden andern Systeme ist.

„Verschiebungen der Plexus durch Umbildung im Sinne Solger's kommen nicht vor", behauptet ferner v. Jhering. Für den Plexus brachialis zwar vermag ich jetzt diese Ansicht nicht zu widerlegen, aber es genügt doch auch eine Ordnung meines Materials vom Plexus lumbosacralis, um die schönste Serie herzustellen, die man sich für einen Gegenbeweis wünschen kann. Besässe ich nur Präparate, in denen das eine Mal L_5, das andre Mal L_4 N. furcalis wäre, so würde man mir einfach entgegenhalten können, dass im ersteren Falle — übereinstimmend mit v. Jherings Hypothese — ein praefurcales Segment eingeschaltet sei. Wir verfolgen aber Schritt für Schritt von dem einen Ende meiner Reihe, an dem L_5 den N. furcalis darstellt, die Verschiebung der Plexuselemente zunächst am Uebergange des lumbaren Theiles in den sacralen über die eigenthümliche Bildung eines doppelten N. furcalis aus L_4 und L_5 auf die sog. Normalform, die aber aus L_4 anfangs wenig, allmählig immer mehr Fasern in den Truncus lumbosacralis schickt, bis wir am andern Ende der Reihe zum zweitenmale das Bild eines doppelten N. furcalis finden, diesmal aus L_3 und L_4 stammend. Die Plexuselemente wandern geradezu unter unsern Augen um mehr als ein ganzes Segment proximalwärts, nicht nur im N. furcalis, auch am Ende des Plexus ischiadicus ohne weiteres erkennbar, dessen letzte Wurzel in dem einen Falle in einer geringen Portion des S_4, in dem andern aus einer nur wenig stärkern des S_2 besteht. — v. Jhering berichtet selbst von Unregelmässigkeiten im Plexusbau, nicht nur in den verschiedenen Wirbelthierklassen, sondern auch bei Individuen derselben Art, und hat speziell auch das Bild des

doppelten N. furcalis des öftern gesehen. Seine Schilderung der Plexusverhältnisse bei den Fledermäusen lässt mit Sicherheit vermuthen, dass er leicht eine ganz ähnliche fortlaufende Serie von Plexus hätte zusammenstellen können, wie wir es hier beim Menschen gethan. Aber lediglich bestrebt sein System zur Geltung zu bringen, übersieht er diese Möglichkeit.*)

An dem so vorwärts rückenden Plexus behalten die Ursprünge der einzelnen Derivate im grossen Ganzen ihre charakteristische Lage zu den Plexuswurzeln bei, die von ihnen innervirten Muskeln bleiben auch die gleichen — Schwierigkeiten könnte also nur noch die Wirbelsäule in ihrem Verhalten zum Stützgerüst der Extremität bereiten, da diese Beziehungen durch den directen Anschluss des Beckengürtels an die Wirbelsäule verhältnissmässig genau zu kontroliren sind. Nach v. Jhering und Paterson wechselt allerdings die Lage der „echten" Sacralwirbel zu den Plexuswurzeln sogar innerhalb derselben Ordnung der Vertebraten derart, dass hin und wieder der ganze Plexus der distalen Extremität proximal zum Sacrum orientirt ist. Aber diese Eigenthümlichkeit erscheint dann doch als regelmässige Bildung für die betreffende Gattung oder Art gerade so, wie wir beim Menschen als normales Verhalten das Vorhandensein wenigstens zweier sacraler Wurzeln oder eines freien Lumbarwirbels hinter dem N. furcalis anzunehmen haben. Und ausgehend von dieser Norm lässt sich die Frage stellen: „Findet mit der Verschiebung des Plexus lumbosacralis auch eine gleichsinnige Ortsveränderung des Beckengürtels statt?" Sie muss sich nachweisen lassen, soll die eben ausgesprochene Ansicht über das Abhängigkeitsverhältniss des Skelets von Nerv und Muskel nicht hinfällig werden. Auf der andern Seite werden wir, da diese Abhängigkeit zugleich als der Ausdruck einer untergeordneten Stellung aufzufassen ist, ausserdem auch die viel ungefügeren Skeletmassen für die verschiedenen feinen Zwischenstadien in der Verschiebung der Plexuselemente unmöglich stets eine entsprechende Ummodelung darbieten können, nicht verlangen, dass mit jedem abnormen Plexus eine Vermehrung oder Verminderung der präsacralen Wirbel verbunden sei. Nur die Hauptforderung muss jedenfalls festgehalten werden, dass bei stark proximalwärts verschobenem Plexus ein weit distal stehendes Becken nicht vorkommen darf und vice versa.**)

---

*) Unregelmässigkeiten im lumbosacralen Uebergang (doppelten N. furcalis) verzeichnet v. Jhering z. B. unter den Reptilien bei den Varaniden, Lacertiden, Iguaniden, unter den Vögeln bei Picus, Astur palumbarius, unter den Säugern bei Dasypus novemcinctus, Sus, Moschus moschiferus, Dasyprocta aguti.

**) Meine im vergangenen Jahr abgegebene Erklärung, dass eine ausgesprochene Wechselbeziehung zwischen dem Bau des Plexus bezw. der Lage des N. furcalis und der Konfiguration der

Von den 22 Plexus, in denen der N. furcalis verlagert oder verdoppelt ist, fallen nun 16 (fast 73%) mit Anomalien der Wirbelsäule zusammen*), indes für die sämtlichen 105 Plexus mit normalem lumbosacralem Uebergang die Wirbelsäule nur 9 mal (nicht ganz 8,6%) Abweichungen vom typischen Bau aufweist. Die abnormen Wirbelsäulen ordnen sich folgendermassen:

1. Drei besitzen 13 D, 5 L, 5 S, 4 C.
2. Drei „ 13 D, 5 L, 5 S, 3 C,
3. Drei „ 13 D, 5 L, 5 S, 3 C — die 13. Rippe war sehr kurz; dann folgen
4. Eine mit 12 D, 6 L, 5 S, 4 C,
5. „ „ 12 D, 6 L, 5 S, 4 C, an welcher der Processus transversus des 6. Lendenwirbels links mit der Pars lateralis des 1. Sacralwirbels artikulirt;
6. „ „ 12 D, 6 L, 5 S, 3 C, — der 6. Lendenwirbel ist an das Sacrum angeschmolzen, nimmt aber nur links an der Bildung der Facies auricularis Theil;
7. „ „ 12 D, 6 L, 5 S, 4 C, — der 6. Lendenwirbel ist ganz mit dem Sacrum verschmolzen und beiderseits an der Facies auricularis betheiligt;
8. „ „ 12 D, 5 L, 5 S, 4 C, deren 5. Lendenwirbel jederseits am Querfortsatz breit durch Gelenk mit den Seitentheilen des Sacrum verbunden ist;
9. „ „ 12 D, 5 L, 5 S, 3 C, — der 5. Lendenwirbel ist beiderseits als solcher — durch das Promontorium — leicht zu erkennen, aber vollständig mit dem Sacrum verschmolzen und nimmt sehr ausgiebig an der Bildung der Facies auricularis Theil, die dadurch in ihrem obern Schenkel abnorm verlängert erscheint.

Von diesen Fällen wurde der Plexus einmal nur einseitig und zwar an einer der unter 1. genannten Wirbelsäulen untersucht, da die andere Seite schon verar-

---

Wirbelsäule nicht zu bestehen scheine, begründete sich auf die verhältnissmässig kleine Reihe abnorm gebauter Plexus, über welche ich damals verfügte.

*) Bei den übrigen war es leider nicht möglich, genaue Notizen über die Wirbelsäule aufzunehmen. Zwar fanden sich 5 freie Lumbarwirbel in den Präparaten, aber es liess sich, da die Oberhälften fehlten, nicht mehr feststellen, ob die letzte Rippe eine 13. oder 12. gewesen war.

beitet war, sonst überall doppelseitig. Unter den Plexus zu 1. findet sich einer mit L_5 als N. furcalis und S_2*) als stärkstem Plexusnerven, einmal ist beiderseits ein doppelter N. furcalis aus L_4 und L_5 vorhanden und einmal giebt der normale N. furcalis (L_4) rechts $^1/_{10}$, links $^1/_6$ seiner Fasern in den Plexus sacralis. — Bei 2. besteht in einem Falle jederseits Ueberkreuzung aus L_4 und L_5, in den beiden andern ist nur rechts ein doppelter Furcalis aus L_4 und L_5, links schickt der normale N. furcalis $^1/_{20}$ bezw. $^1/_8$ seiner Fasermasse in den Plexus ischiadicus. — Ueberkreuzung aus L_4 und L_5 ist ferner beiderseits zu vermerken bei 3., 4., 5. und 6., während bei 7. beiderseits vom normalen N. furcalis $^1/_6$, bei 8. aber $^2/_5$ der Fasern in den Truncus lumbosacralis übergehen. — Bei 9. besteht linkerseits Ueberkreuzung aus L_3 und L_4, rechts giebt L_4 ungefähr $^9/_{10}$ an den Plexus sacralis ab.

Zwischen die Wirbelsäulen unter 1. bis 7. und die unter 8. und 9. ist die normalgebaute Wirbelsäule mit 17 freien Dorsolumbarwirbeln einzuschalten. Die Wirbelsäule 7. ist eigentlich schon normal, was die Wirbelzahl überhaupt anlangt, denn der 18. Dorsolumbarwirbel erscheint nur durch etwas freiere Processus transversi und durch das Vorhandensein eines doppelten Promontorium noch als Lendenwirbel. Die beginnende (bei 8.) oder totale Assimilation des 17. Dorsolumbarwirbels (bei 9.) an das Sacrum bedeutet also ein Vorrücken des Beckens über die jetzt normale Stellung hinaus in die „Zukunftsstellung", wie es auch Rosenberg auffasst, während alle die Fälle mit 13 D 5 L oder 12 D 6 L als Vorstufen der jetzigen Norm oder ursprünglichere Formen angesehen werden müssen.

Betrachten wir zunächst diese letzteren — unter Auswerfung von 7., so beobachten wir, dass in der grossen Mehrzahl das Verhalten der Wirbelsäule mit dem des Plexus übereinstimmt, d. h. das bei weit distal geschobenem Plexus auch ein überzähliger präsakraler Wirbel vorhanden ist. Von den 19 hier in Frage kommenden Plexus sind 15, also fast 79 %, abnorm, 14 davon besitzen einen doppelten N. furcalis aus L_4 und L_5, einer L_5 als N. furcalis. Nur 4 weisen normalen lumbosakralen Uebergang auf, und diese nähern sich mit ihrer dünnen Zuschussportion aus L_4 an den Plexus sacralis ($^1/_{20}$, $^1/_{10}$, $^1/_8$, $^1/_6$) den vorhergehenden so sehr, dass auch bei ihnen das oben aufgestellte Postulat erfüllt erscheint, zumal zwei von ihnen mit Ueberkreuzung aus L_4 und L_5 auf der andern Körperseite zusammentreffen. — Die unter 8. aufgeführte Wirbelsäule mit beginnender Assimilation des 5. Lumbarwirbels an das Sacrum scheint unsere Erwartungen insofern nicht zu rechtfertigen,

*) Also nach der auf pg. 291 gegebenen Vorbemerkung der ersten im eigentlichen Sacrum gelegenen Wurzel.

als der Plexus eine starke Verschiebung proximalwärtsnicht erfahren hat. Doch ist hier zu berücksichtigen, dass der Beckengürtel in Wahrheit noch nicht proximalwärts gerückt ist, d. h. der 5. Lumbarwirbel noch nicht zur Bildung der Facies auricularis beiträgt. Bei 9., wo dies der Fall ist, finden wir auch den Plexus entsprechend verschoben, den N. furcalis auf der einen Seite doppelt aus L_3 und L_4, auf der andern Seite zwar normal aus L_4, aber doch nur noch mit einem Minimum an der Bildung des Cruralis und Obturatorius betheiligt. Der zweite Fall von überkreuzten Nn. furcales aus L_3 und L_4 stammte zwar aus einer Leiche mit 17 freien Dorsolumbarwirbeln, aber die beiden Darmbeinschaufeln standen sehr auffällig hoch und nahe an der Lendenwirbelsäule, wodurch eine ganz abnorm starke Aufwärtsbiegung nicht nur des 5., sondern auch des 4. Lendenquerfortsatzes verursacht wurde. Das spricht, glaube ich, eher für als gegen die Deutung unserer Befunde, in denen ich den Beweis für die Solger-Fürbringer'sche Theorie von der aktiven Wanderung der Extremitäten entlang der Wirbelsäule sehe. Eine solche Wanderung geht nicht sprungweise, sondern allmälig vor sich, wie sich das vor Allem an den Plexuselementen zu erkennen giebt, und die Verschiebung der Nerven, Muskeln und Skeletelemente erfolgt annähernd gleichzeitig.

Andre Untersuchungen zur Vergrösserung und zur Vervollständigung meiner Reihe konnte ich nicht heranziehen. Denn wenn auch die von Struthers*) beobachteten, bei v. Jhering citirten 4 Wirbelsäulen mit 13 D, 5 L, 5 S, 4 C und 12 D, 6 L, 4 S, 4 C normale Plexus besessen haben, so ist doch über die Stärke des lumbosakralen Uebergangsbündels — den für unsere Betrachtungen wichtigsten Punkt — keine Angabe gemacht. v. Jhering's bei dieser Gelegenheit geäusserte Bemerkung: „Vermuthlich werden, sobald erst einmal die Aufmerksamkeit allgemein darauf gerichtet wird, auch Fälle zur Beobachtung gelangen, in welchen bei 13 Dorsalwirbeln die 5 Lendenwirbel ganz die gewöhnlichen Beziehungen zum Plexus lumbosacralis darbieten", zeigt sich in unserm zuerst erwähnten Falle ganz, in den nächstfolgenden ziemlich ganz erfüllt, nur dass ich diesen Befunden eine andere Deutung beilege, als v. Jhering wünscht, nämlich sie nicht als durch Einschaltung eines präfurcalen Dorsolumbarwirbels, sondern als atavistischen Rückschlag auf eine Form ansehe, bei der die distale Extremität noch nicht ihre jetzt allgemeine „normale" Stellung zur Wirbelsäule eingenommen hat. Die Uebergänge aus der einen in die andere Form sind da. Und die Schwankungen in den Beziehungen zwischen Plexuslage und Zahl der präsacralen Wirbel erscheinen verständlicher bei der Annahme

*) Journ. of Anatomy and Physiology IX, 1875.

eines einfachen Prozesses, wie des Vorrückens der distalen Extremität samt ihren Nerven, als durch die Menge von Vorgängen, die v. Jhering braucht, um die Verschiedenheit in seinen Befunden „ungezwungen“ zu erklären. Bald ist ein Wirbel (einfaches Skleromyomer), bald ein Spinalnerv (einfaches Neuromer), bald wieder ein ganzes Segment (Skleromyoneuromer) aus- oder eingeschaltet, daneben giebt es Verschiebungen sowohl des Plexus unabhängig von der Wirbelsäule als des Beckens unabhängig von der Anlage der Wirbelsäule und des Spinalnervensystems nach vor- und rückwärts: hier sind Wurzeln einzelner Nerven verkümmert, dort Nervenverbindungen, die in das System nicht hineinpassen wollen, als bedeutungslose Anastomosen charakterisirt — kann man da wirklich noch von „ungezwungenen“ Erklärungen sprechen? Paterson (The position etc.) ist ebenfalls nicht einverstanden mit der Interkalationstheorie. Seine vergleichenden Studien führen ihn dazu, die Tendenz der distalen Extremität, sich in kranialer Richtung zu verschieben, nur für den Menschen, Esel und Cuscus gelten zu lassen, während sonst bei den Säugern die Verschiebung distalwärts erfolge, wie es auch bei Vögeln und Reptilien der Fall sei. Ich habe über das letztere kein Urtheil, da ich die speziellen Verhältnisse nicht genügend kenne, hoffe aber für eine Prüfung derartiger Angaben im Folgenden noch einige Gesichtspunkte anführen zu können. — Paterson ist ein entschiedener Anhänger der Verschiebungstheorie, aber er fasst den Modus der Verschiebung in anderem Sinne als wir und schliesst sich darin wieder v. Jhering an. Denn indem er an die Spitze seiner „Conclusions“ den Satz stellt: The segmental spinal nerves, which enter and supply the limbs, afford the most trustworthy evidence regarding its original position“, so heisst das nichts anderes als: die Extremität kann sich verschieben, aber die Nerven bleiben an ihrem Platze. Deutlicher noch sagt Paterson einige Seiten vorher (pag. 294), um das Zustandekommen der Differenzen in der Lage der letzten Plexuswurzel zum Sacrum zu erklären: in Fällen, wo der letzte Lumbarnerv den Plexus schliesse, müsse man annehmen, „dass während der Entwicklung, jedoch nach Anlage der Extremitätenknospe und nach Eintritt der Nerven in dieselbe, die Extremität sich distalwärts verschoben habe — entweder gedrängt durch das Wachsthum der Bauchwand oder die Entwicklung der Baucheingeweide oder um für die Zwecke der Fortbewegung einen geeigneteren festen Punkt zu gewinnen. In Folge davon ist die Extremität, die in einer früheren Periode den Segmenten, von denen sie und ihre Nerven abzuleiten sind, gegenüber liegt, in spätern Stadien an weiter rückwärts gelegene Segmente befestigt und ihre Nerven nehmen einen schräg absteigenden Verlauf, um zu ihr zu gelangen.“ Das Umgekehrte geht vor sich, wenn der 1. oder

2. Sacralnerv das distale Ende des Plexus bildet. — Paterson anerkennt also nur eine rein mechanische Verschiebung. Aber die Stichhaltigkeit der 3 Momente, die er dafür verantwortlich machen will, dürfte recht schwer nachzuweisen sein. Schon Fürbringer hat diese Theorie der passiven Rückwärtsstellung der Extremitäten als unbrauchbar ausgeschieden, denn sie stimmt einfach nicht mit den Thatsachen überein. —

Gegenüber der grossen Regelmässigkeit, mit der sich die zur Extremität selbst verlaufenden Nerven im Plexus lumbosacralis verschieben, fiel gelegentlich der Einzelbesprechung der Nn. ileohypogastricus und ileoinguinalis ebenso wie des Genitocruralis auf, dass diese Nerven sich nur gleichsam zögernd an dem allgemeinen Vorwärtsrücken betheiligen. Der Grund dafür ist, glaube ich, einzig und allein darin zu suchen, dass sie eben überhaupt nicht zur Extremität gehören, sondern lediglich abdominale Nerven darstellen, die ihre Hautzweige noch eine kurze Strecke auf den Ansatz der Extremität übergreifen lassen analog den Nn. supraclaviculares und dem Ram. perforans lateralis des 3. Interkostalnerven am Arm. Das Vorhandensein einer Ansa zwischen L_1 und L_2 oder zwischen D_{12} und L_1 spricht nicht dagegen und bedeutet häufig keineswegs eine Ueberführung von Fasern aus L_1 in den Cruralis oder einen andern Extremitätennerven, sondern nur in den Genitocruralis. Wirkliche Beziehungen zu dem Extremitätengeflecht erhält L_1 erst, wenn von ihm Fasern in den Cruralis, Cutaneus femoris lateralis oder Obturatorius gelangen, wie es konstant der Fall ist bei normalem Plexus (N. furcalis L_4). Bei Ueberkreuzung aus L_4 und L_5 hingegen und bei Verschiebung des N. furcalis auf L_5 vermissen wir den Zuschuss aus L_1 häufig. Beträchtlicheres Volum gewinnt er, wenn mehr als $^1/_3$ aus L_4 an den Truncus lumbosacralis abgegeben wird, der Plexus also schon ziemlich weit proximal gerückt ist.

Gehören nun aber diese Nerven nicht der Extremität, sondern nur dem unmittelbar vor derselben gelegenen Rumpfabschnitt an, so liegt für sie keine Nothwendigkeit vor, die Wanderung der Extremität mitzumachen, und es kann sich die Frage nur darum handeln, was dabei mit ihnen geschieht. Werden ihre Elemente einfach in den proximalwärts rückenden Plexus der Extremität aufgenommen, assimilirt, oder schiebt sie der Plexus nur vor sich her? Das letztere dürften wir ohne weiteres ausschliessen, wenn wir einen Beweis dafür besässen, dass bei der Verschiebung der Extremitäten die unmittelbar benachbarten Körpersegmente ganz allmälig der Extremität einverleibt würden, aber tiefer greifende Veränderungen nicht zu erleiden hätten. Denn das reguläre Segment besitzt schon seine Nerven, hat also

für anderwärts verdrängte keine Verwendung. So glatt erledigt sich jedoch die Angelegenheit nicht. Vielmehr treten gerade die Veränderungen in den der Extremität zunächst gelegenen Segmenten so stark in den Vordergrund, dass sie gar nicht übersehen werden können, und die Frage nach ihrer Bedeutung sich nicht unterdrücken lässt.

Zur Lösung dieser Frage müssen wir etwas weiter ausholen, denn sie steht in engster Beziehung zu der Frage nach der Herkunft der Extremitäten überhaupt. Von den verschiedenen Hypothesen über dies Thema stammt die erste von Gegenbaur, die letzte von Paterson. Gegenbaur leitet vordere und hintere Extremität von radientragenden Kiemenbogen ab, die eine von den übrigen Kiemenbogen abweichende Differenzirungsrichtung einschlugen und vom Kiemenapparat sich lösten, um nach längerer oder kürzerer Wanderung über den Körper hin ihre definitive Lage einzunehmen. Im Speziellen soll der Extremitätengürtel dem Kiemenbogen, die Extremität selbst den Radien dieses Bogens entsprechen. Bekanntlich fusst auf dieser Voraussetzung Gegenbaur's Archipterygiumtheorie. Paterson dagegen sieht in den Extremitäten Auswüchse des ventralen und lateralen Umfanges des Körpers, deren Material einen genetischen Zusammenhang weder mit dem Kiemengerüste, noch mit den Bestandtheilen der typischen Somiten nachweisen lässt. Denn eine Segmentirung ist selbst in den frühesten Stadien der Extremitätenknospe nicht zu erkennen. Nur die in die Anlage einstrahlenden Nerven geben an, dass das Material von den betreffenden Segmenten abstammt. Paterson hat nachgewiesen, worauf wir später noch einmal näher eingehen wollen, dass die Plexusnerven den ganzen ventralen Rami typischer Interkostalnerven homolog zu setzen sind. Wird also ein ganzer Spinalnerv in die Extremität aufgenommen, so ist das ganze zugehörige Segment, tritt nur ein Theil eines Spinalnerven ein, so ist auch nur ein Theil des betr. Segmentes zum Aufbau der Extremität verbraucht. — Soweit ist die Hypothese gut verständlich. Eine weitere Aeusserung Paterson's erscheint mir jedoch als Inkonsequenz. Aus dem Umstand nämlich, dass der grössere Theil des ersten Dorsalnerven den Plexus brachialis abschliesst, folgert der Autor, dass das erste Dorsalsegment partiell für die Extremität verwendet, und dass das von den Extremitäten-bildenden Somiten herzuleitende Material „ein Etwas ist, welches an den gewöhnlichen extremitätenlosen Somiten entweder verloren gegangen oder nie zur Entwicklung gekommen ist. Denn wir finden hier ein kompletes Knochen-Muskel-Segment und doch ist es gleichzeitig in die Extremitätenbildung einbezogen.“ Das klingt doch ganz anders als das vorhergesagte. Das erste Dorsalsegment ist aber gar nicht komplet, denn

ihm fehlt normaler Weise der Ramus perforans lateralis und der Ram. anterior. Wie weit Knochen und Muskeln für vollständig zu halten sind, kann erst in zweiter Linie in Frage kommen. Niemals findet sich im Bereiche einer Extremität d. h. in der Breite des eigentlichen Extremitätenplexus ein vollwerthiges typisches Segment erhalten.

Ich theile Patersons erste Ansicht betreffs der Herkunft des Materials für die Extremität, denn die Nerven sind mir wie ihm die sichersten Zeugen für die segmentale Anlage. Wenn die mesoblastische Zellmasse der Extremitätenknospe keine Segmentirung mehr erkennen lässt, so dürfen wir im Hinblick auf die Thatsache der ontogenetischen Verkürzung in einzelnen Entwicklungsvorgängen annehmen, dass in einem (phylogenetisch) sehr frühen Stadium die Grenzen zwischen den einzelnen Segmenten sich verwischt haben, das Material der Segmente aber dadurch Gelegenheit erhalten hat zusammenzufliessen. Aus dieser eingeschmolzenen Masse entwickelten sich dann, wie wir es noch beobachten, die jetzigen komplizirten Organgruppen. Diese Fusion des Muskel- und Skeletbildenden Materials ist um so sicherer vorauszusetzen, als der „Plexus" der Extremität uns noch das treue Bild davon bewahrt hat. Die Plexusbildung ist zunächst lediglich die Folge bezw. Begleiterscheinung der Verschmelzung einer Anzahl ursprünglich getrennter Somiten. Erst an zweiter Stelle ist die Gegenbaur- Fürbringer'sche Erklärung der Plexusbildung durch die Verschiebung der Extremitäten längs der Wirbelsäule aufzuführen. — Es werden nur die lateralen und ventralen Partien der Somiten für die Extremität verbraucht, nicht die dorsalen, denn wir finden wie im typisch segmentirten Theile des Körpers, so auch im Bereich der Extremitäten stets den Ramus dorsalis der Spinalnerven mit seinem Verbreitungsgebiet voll entwickelt. In dies Gebiet fallen noch all die rudimentären Rippenanlagen, die wir z. B. bei den Mammalien in Gestalt der vorderen Spange der Halswirbelquerfortsätze, bei den Krokodiliern in den freien Halsrippen erhalten sehen. Sie stellen den dorsalen Abschnitt der betreffenden Rippen dar und entwickeln sich auch nicht über ihr Gebiet hinaus, ausser wenn die zu diesen Segmenten gehörige Extremität ihre Lage verändert. Der Einschmelzung entzieht sich auch die Haut, die später zur Bedeckung der Extremität dient, denn auch über den typisch segmentirten Körperabschnitten ist das Integument zwar segmental innervirt, aber nicht selbst segmentirt. Wir werden also in der Innervation der Haut einen direkten Anhalt für den segmentalen Ursprung der Extremität erwarten können, und in der That verbreiten sich die Hautnerven in der Reihenfolge, wie sie aus den Plexuswurzeln austreten, auf die Extremität derart,

dass der (phylo- und ontogenetisch) proximale Rand von proximalen Nerven, der distale von distalen versorgt wird. Das gilt für vordere wie hintere Extremität, lässt sich aber an letzterer besonders klar demonstriren, da man hier die Hautnerven zum grössten Teil auf bestimmte Spinalnerven zurückzuführen vermag. Selbstverständlich, wenn auch weniger klar, tritt das gleiche Prinzip der Nervenvertheilung ebenso bei den Muskelgruppen hervor. Ich stimme darin nicht mit Bardeleben (Anleitung z. Praepariren pag. 143) überein, der bei Besprechung der Innervation der proximalen Extremität meint, es genüge sich deren (phylo- und ontogenetisch) primitive Stellung, besonders der Hand bei den Wirbelthieren zu vergegenwärtigen, um zu begreifen, dass der N. radialis von den kranialen, der Medianus von den mittlern, der Ulnaris von den kaudalen Nerven des Plexus stammen müssen. Für die distale Extremität würde sich eine derartige Behauptung gar nicht halten lassen. Nicht der N. radialis, sondern die Nerven des Radialrandes der vordern Extremität beziehen ihre Fasern aus dem kranialen Theile des Plexus.

Ist die Extremität aus einem Konflux mehrerer Segmente entstanden, so muss deren Anzahl auch aus den im zugehörigen Plexus vorhandenen Spinalnerven direkt ablesbar sein. Paterson ist im Grunde der gleichen Ansicht, kommt aber mit Hilfe etlicher Willkürlichkeiten, wie Weglassen der Nn. cutanei femoris lateralis und posticus als nebensächlich, zu dem Schlusse, dass entsprechend der Behauptung Goodsir's die Extremitäten aus 5 Somatomen sich aufbauen. Wir können zwar hier das Thema über penta- oder heptadaktyle Urform der Extremitätenenden nicht auch noch in das Bereich unserer Betrachtungen ziehen — zumal es erst noch sehr des Beweises bedarf, dass die Anzahl der für die Extremität verbrauchten Somiten irgendwie bestimmend für die Anzahl der Finger ist — aber die Frage lässt sich doch nicht unterdrücken: „Wie verträgt sich die Annahme einer Entstehung der Extremität aus 5 Somiten mit dem Vorhandensein von 7 (oder 8) zugehörigen Plexuswurzeln?" Die Antwort wird lauten müssen: Ebensowenig wie mit Gegenbaur's Hypothese, dass die Extremität einem Kiemenbogen entstamme. Ein Segment des Kiemenapparates enthält nur einen einzigen Nerven, mag es mit langen oder kurzen Radien besetzt sein. Man müsste sich bequemen, allmählich mehr und mehr Nerven an dies Derivat eines einzigen Segmentes aus Nachbarsegmenten herantreten zu lassen. Aber wenn man eine solche Möglichkeit zugeben will, braucht man sich auch nicht zu scheuen, eine Inter- oder Exkalation eines Wirbels oder eines ganzen Segmentes für möglich zu halten.*)

*) Paterson (On the fate of the muscle-plate etc, Quarterly journ. of microscop. science XXVIII) leugnet das Eindringen der Myotome in die Extremitätenanlage, wogegen Kollmann in seiner — mir

Besässen nun die Extremitäten eine unveränderliche Lage zum Rumpfe, so würde man gemäss ihrer oben geschilderten Herkunft erwarten dürfen, dass die der Extremität benachbarten Rumpfsegmente ihren typischen Bau aufwiesen, ausser wenn das direkt anstossende etwa zu einem Theile in die Extremitätenbildung mit einbegriffen wäre. Unsre distale Extremität steht aber nicht fest, sondern rückt proximalwärts, und die proximal von ihr gelegenen Segmente haben ihre klare Charakterisirung nicht behalten, sondern zeigen ganz augenfällig einen totalen oder partiellen Schwund ihrer Grenzen. Wir finden im 13. und 12. (ev. auch im 11.) Lumbodorsalsegment eine starke Reduktion der Rippen, die Ligamenta intermuscularia treten kaum noch in Spuren auf, die ursprünglich segmentalen Muskeln fliessen in breite Massen zusammen: alles Veränderungen, die deutlich in den zugehörigen Nerven ausgedrückt sind, denn sie zeigen uns in mehr oder weniger stark entwickelter Ansabildung eine ganz ähnliche Erscheinung wie der eigentliche Extremitätenplexus. Bei weit distal stehender Extremität reicht die Ansabildung gelegentlich bis D_{12}, bei stark proximal verschobenem Extremitätenplexus sehen wir auch D_{11} noch eine Schlinge an D_{12} herüberschicken. Ein Zusammenhang zwischen beiden Zuständen ist also unverkennbar, und ich fasse diese Verschmelzungserscheinungen in den unmittelbar vor der distalen Extremität gelegenen Segmenten als eine Art präparatorischer Fusion auf, die nicht vorhanden sein würde, wenn die Extremität entweder überhaupt keine Verschiebung erführe oder ihre definitive Stellung bereits erreicht hätte. Eine derartige Uebergangs- oder Grenzzone müsste sich danach immer in der Richtung, die die wandernde Extremität einhält, vorfinden, also proximal von der distalen, distal von der proximalen Extremität, denn beide Extremitäten verschieben sich gegeneinander. Die proximale Extremität hat nach dem Zeugniss der Plexusverhältnisse ihre definitive Stellung jedenfalls annähernd erreicht, die Uebergangszone ist dementsprechend schmäler und stabiler und wird gewöhnlich durch D_2 abgeschlossen. Ich habe umfassendere Untersuchungen darüber, wie weit das 1. Dorsalsegment als eingeschmolzen bezw. schon für die Extremität verbraucht anzusehen ist, noch nicht anstellen können; ganz besonders fehlen mir Beobachtungen über das Verhalten der Nerven bei langer (wahrer)

leider erst nach Fertigstellung dieser Arbeit zu Gesicht gekommenen — Untersuchung über „die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13 bis 35 Urwirbeln“ (Arch. f. Anat. u. Entwicklgsgesch. 1891, I) ausdrücklich hervorhebt, dass die laterale Lamelle des Myotomes (Urwirbels) in die Extremitätenleiste ein- und um sie herum in die ventrale Rumpfwand wächst. Das ist also ein direkter Beweis für die segmentale Abstammung des Haut- und Muskelmaterials der Extremität, und da zu jedem Myotom ein Neurotom gehört, wie Kollmann betont, so sehe ich in diesem embryologischen Befunde eine sehr erwünschte Unterstützung für unsere oben ausgesprochene Ansicht.

7. Halsrippe. Doch vermag ich schon jetzt bestimmt auszusprechen: Sobald das erste Dorsalsegment annähernd komplet erscheint, ist der Plexus brachialis noch nicht in die als normal geltende Stellung eingerückt, sondern steht noch weiter proximal als gewöhnlich. Wenn nämlich die Ram perforantes lateralis und anterior des 1. Dorsalnerven beim Menschen vorhanden waren — wofür mir Beispiele bisher fast in jedem Wintersemester entgegengetreten sind — vermisste ich niemals eine kräftige Wurzel aus C_4 an den Plexus brachialis, die sich in einen dorsalen und ventralen sekundären Truncus spalten liess. Das gleiche Bild erhielt ich am Plexus brachialis des Gorilla. Die letzte Wurzel des Plexus aus D_1 war hier wie dort auffallend dünn. Das Auftreten einer Sternalrippe am 7. Halswirbel würde als weiteres Rückwärtsschwanken gegen eine noch frühere Form zu gelten haben, und es ist mir sehr wahrscheinlich, dass in solchem Falle der Plexus brachialis entweder gar nichts oder nur ein Minimum aus dem D_1 bezieht, das erste Dorsalsegment also möglicherweise dabei ganz komplet erscheint. — Im Allgemeinen aber glaube ich an meiner Ansicht, dass das erste Dorsalsegment noch partiell zum Aufbau der proximalen Extremität verwandt wird, mit dem zweiten Dorsalsegment aber die Uebergangszone schon abschliesst, festhalten zu können. Denn D_2 ist in der Mehrzahl der Fälle (Herringham, cit. nach Paterson) noch durch eine intrathorakale Schlinge mit D_1 in Verbindung. Paterson hat die Bedeutung der Uebergangszone zwischen Extremität und typisch segmentirtem Rumpf nicht erkannt, damit auch nicht die Bedeutung der Ansabildung zwischen den dahingehörigen Nerven am Anfang und Ende des Thorax. Die Verschiebung beider Extremitäten erfolgt eben auf Kosten des Thorax, d. h. auf Kosten typischer Somiten.

Sind aber erst in der Uebergangszone Verbindungen benachbarter Spinalnerven vorhanden, so erscheint es nicht unmöglich, dass in ihr nach dem gleichen Modus wie im eigentlichen Extremitätengeflecht eine Ueberwanderung von Elementen distaler Spinalnerven in proximale stattfindet. Dann wäre also ein N. ileohypogastricus, der bei weit distal stehendem Extremitätenplexus rein aus L_1 stammt, vollständig homolog einem solchen, der bei vorwärts verschobenem Plexus nur aus D_{12} seine Fasern bezieht. Um konsequent zu sein, müsste man dem so verdrängten Nerven sein Verbreitungsgebiet erhalten denken und sähe sich zuletzt zu der Annahme gezwungen, dass mit dem Vorwärtsrücken der Extremität die anstossende Grenzzone immer reicher an Nerven, immer stärker an Muskelmasse wird. Das ist aber nicht nur unwahrscheinlich, sondern thatsächlich nicht der Fall. Es handelt sich sowohl im Plexus für die Extremität als in dem für die Grenzzone um eine Assimilation

proximal voraufgehender Elemente in den Plexus mit gleichzeitigem Austritt distaler; die Spinalnerven der Grenzzone werden allmählich dem Extremitätenplexus einverleibt, wie ihre sonstigen Bestandtheile der vorrückenden Extremität, und die beiden Nn. ileo-hypogastrici unseres Beispiels sind nicht rein homologe, sondern — um eine Bezeichnung Fürbringer's anzuwenden — nur parhomologe oder homodyname Nerven.

Durch die Zusammenstellung thatsächlicher Untersuchungsergebnisse und die sich unmittelbar daran schliessenden Betrachtungen sind wir zu dem gleichen Resultat gekommen wie Fürbringer, nachdem er die verschiedenen Hypothesen über die Extremitätenverschiebung gegeneinander abgewogen. Die meiste Wahrscheinlichkeit zeigt ihm die Annahme einer metamerischen Umbildung der Nerven und der von ihnen versorgten Haut- und Muskeltheile durch Neubildung ohne Ueberwanderung. „Fehlt auch dieser Hypothese die kausale Begründung“, fügt er hinzu, „und ist auch der betreffende Prozess im Detail nicht leicht zu konstruiren, so hat sie jedenfalls das für sich, dass ihr keine bekannte Thatsache widerspricht und dass sogar manches Ergebniss der Untersuchung mit ihr übereinstimmt. Dies gilt namentlich für die häufig beobachteten Fälle, wo derselbe Muskel von Nerven versorgt wird, welche bei den verschiedenen Individuen derselben Thierart von verschiedenen Spinalnerven abstammen. In diesen Fällen haben wir bei den einzelnen Individuen verschiedene Stufen der Entwicklung repräsentirt, welche die einzelnen Stadien des phylogenetischen Entwicklungsvorgangs in deutlichster Weise rekapituliren resp. ihnen vorauseilen.“ Ob und wann es gelingen wird, die Ursache der Extremitätenverschiebung aufzufinden, wie weit speziell die Anpassung mit ins Spiel kommt, wollen wir hier dahingestellt sein lassen. An Details für die Konstruktion des Prozesses aber, glaube ich, besitzen wir jetzt reichliches Material, sauber konservirt, in den Nerven selbst.

Ueber die Art und Weise, wie sich die Verschiebung der Plexuselemente an dem N. furcalis zeigt, ist schon im ersten Theil dieser Arbeit berichtet und dabei auch unter den Ueberkreuzungsformen darauf hingewiesen worden, dass in einigen von ihnen das aus dem höher gelegenen Spinalnerven absteigende Bündel sich nicht in eine ventrale und dorsale Portion aufspalten lässt, sondern ganz in den ventralen Truncus der nächsten Plexuswurzel übergeht. Es scheint mir dies mehr als eine blose Zufälligkeit zu bedeuten und dafür zu sprechen, dass bei dem Vorrücken des Plexus zuerst ventrale Fasern aus der proximal gelegenen Wurzel in die nächstfolgende assimilirt werden. Das geschieht zunächst, solange die übertretende Portion nur sehr gering ist, noch unter Benutzung vorhandener Bahnen, z. B. in den auf pag. 288 unter 2. und 4. aufgezählten Fällen (Taf. IV, Fig. 17, 24, V, 36), wo die

Fasern der zarten Schlinge im Winkel zwischen L_4 und L_5 bezw. L_3 und L_4 sich noch auf eine Strecke der letzten Wurzel des Cruralis ventral anschliessen. Erst mit zunehmender Stärke gewinnt die absteigende Portion einen selbständigen Verlauf. Das Hinzukommen dorsaler Fasern erfolgt dann in derselben Weise, aber augenscheinlich etwas später, wie man aus den verschiedenen komplizirten Bildern der Ueberkreuzungen ersehen kann. — Uebertragen wir diese Vorgänge an den Plexusnerven auf das ganze zugehörige — ursprünglich segmentale — Bildungsmaterial der Extremität, so müssen wir annehmen, dass die Assimilation neuen Materials aus voraufgehenden Segmenten zuerst ventral erfolgt. Sollte damit nicht die deutlich früher eintretende Einschmelzung der ventralen Segmentalabschnitte in der Uebergangszone in Zusammenhang zu bringen sein?*)

Wir brauchen also, um die Variationen zwischen Plexuslage und Bau der Wirbelsäule innerhalb eines Spezies verständlich zu machen, nicht zu dem etwas kühnen Mittel v. Jhering's zu greifen, der in dem Segmente der Vertebraten nur eine mehr oder minder lockere Kombination eines Skeletsegments (Sklero-myomer) und eines Nervensegments (Neuromer) sieht. Wenn der Nerv so locker mit den übrigen Bestandtheilen des Segmentes in Verbindung wäre, wie sollten denn dann Homologien überhaupt möglich sein? Denn dass in der Regel ein bestimmtes Neuromer mit einem bestimmten Skleromer zusammentreffen soll, beseitigt doch keineswegs die Gefahr einer unberechenbar willkürlichen Vertheilung der Nerven. Hinsichtlich des behaupteten Gegensatzes zwischen Neuromer und Sklero-myomer, dass ersteres ektodermalen, letzteres mesodermalen Ursprungs sei, dürfte erst noch die Entscheidung über den Ursprung des Mesoderms überhaupt abzuwarten sein. —

Wir haben bis jetzt die distal vom Plexus ischiadicus gelegenen, Genitalien, Perineum und das kaudale Rumpfende versorgenden Nerven vernachlässigt, obschon ihr Verhalten gegenüber dem Vorrücken der Extremitätennerven unser Interesse beanspruchen muss. Die Derivate des Plexus pudendalis gelangen nicht zur Extremität

---

*) Es wäre mir sehr erwünscht gewesen, meine Untersuchungen auch auf die Ursprünge der Plexuswurzeln aus dem Rückenmarke ausdehnen zu können; aber an alten Spirituspräparaten und unsern spärlichen sog. frischen Leichen ist es schlechterdings unmöglich, den Austritt der Nervenwurzeln aus dem Rückenmarke zu studiren, wie es R. Hilbert (Zur Kenntnis d. Spinalnerven. Diss. Königsberg 1878) gethan hat. Er fand dabei, besonders häufig und mannigfaltig beim Menschen, Asymmetrien der Ursprünge in Gestalt aufsteigender oder absteigender Anschlüsse an benachbarte Ursprungsgebiete. Da er sein Material aber peripher nur bis an die Spinalganglien berücksichtigte, so bleibt noch festzustellen, ob solche Irregularitäten zwischen benachbarten Nerven dicht am Rückenmark nicht vielleicht ebenfalls zum tiefern Verständniss der Plexusverschiebung beitragen können.

und verändern doch ihren Ursprung zugleich mit dem der eigentlichen Extremitätennerven. Wir entdecken hier nichts, was einer distalen Uebergangszone entspräche. Die Mündung des Urogenitaltraktus und das Ende des Darmes mit ihren muskulösen Apparaten stehen augenscheinlich in direkter Abhängigkeit vom Beckengürtel, sodass sie einer Lageveränderung desselben gegen die Wirbelsäule stets zu folgen gezwungen sind. Auch hier bilden die Nerven die sichersten Zeugen, denn ihre eng nachbarlichen Beziehungen zu dem Plexus der Extremität bleiben stets die gleichen, mag nun L_5 den N. furcalis darstellen oder L_3 schon im Begriff sein, die Funktionen eines solchen ganz zu übernehmen. Auch über die Herkunft des Materials, aus dem sich die Pudendalregion aufbaut, geben die Nerven genügende Auskunft, indem sie erkennen lassen, dass nicht nur mindestens ein kaudal zur Extremität gelegenes Segment, sondern auch noch Theile aus den letzten drei, die Extremität herstellenden Segmenten zur Verwendung gelangen. Das erklärt uns dann auch, weshalb die Plexus ischiadicus und pudendalis sich nie von einander entfernen können.

Viel äusserlicher ist das Verhältniss zwischen Plexus pudendalis und caudalis. Rückt der erstere zusammen mit dem Extremitätengeflecht vorwärts, so werden, wie wir sahen, distale Elemente aus ihm ausgeschieden. Diese zurückgelassenen Nerven, die wir eben als Plexus caudalis bezeichnen, müssten also mit dem Vorrücken der Extremität an Zahl zunehmen, wenn der kaudale Körperabschnitt sich beim Menschen nicht gleichzeitig verkürzte, wie Rosenberg nachgewiesen. Und diese Verkürzung besteht selbstverständlich nicht nur in einer Reduktion der Knochen und Muskeln, sondern auch der Nerven. Wir werden aus diesem Grunde meist annähernd die gleiche Anzahl von Spinalnerven im Plexus caudalis vorfinden und dadurch leicht den Eindruck erhalten, als ob der Plexus zugleich mit den voraufgehenden Geflechten verschoben würde.

Die Kaudalregion gewinnt für uns an Bedeutung, wenn wir die distale Extremität nicht durch Auswerfung einer grössern oder geringern Zahl präsakraler Wirbel bezw. Segmente in ihre jetzige Stellung gerückt denken, sondern durch allmälige Assimilation proximaler, Ausscheidung distaler Körpersegmente. Denn daraus folgt, dass der Beckengürtel mit seiner Extremität sich einst über die jetzige kaudale Wirbelsäule herübergeschoben haben muss. Ein solcher Prozess kann nicht ablaufen ohne Spuren zu hinterlassen, und ich meine, sie sind deutlich genug, diese Spuren, die uns den Weg zeigen, den die Extremitäten bei ihrer Verschiebung genommen haben. Es ist doch höchst auffallend, dass abgesehen vom Kopfe sich nur zwischen den Extremitätenparen vollwertige Körpersegmente finden, in der Cervikal- und Kau-

dalregion dagegen ganz augenscheinlich nur Rudimente ehemals kompleter Segmente vorhanden sind. Die Nerven dieser Regionen sind durch Schlingen unter sich verbunden, die zugehörigen Segmente sind also konfluirt, ähnlich wie in den Uebergangszonen zwischen Extremitäten und Rumpf, aber doch verschieden davon; denn die Uebergangszonen lassen zwar eine Einschmelzung, aber nicht einen Schwund des segmentalen Materials erkennen, in Hals- und Schwanzregion dagegen, vornehmlich in letzterer, tritt eine Rückbildung unter Verlust ventralen und lateralen Materials auf. Das sind die Wegspuren der Extremitäten. An der proximalen Extremität, für die alle Beobachter übereinstimmend eine kaudal gerichtete Bewegung annehmen, liegen die Verhältnisse vielleicht etwas klarer als an der distalen. Je weiter distal der Plexus brachialis rückt, desto länger wird der aus rudimentären Segmenten zusammengesetzte Hals. Da wir zunächst zwar nur für den Menschen, aber für diesen sicher, ein Proximalwärtsrücken der distalen Extremität nachgewiesen haben, können wir auch behaupten, je weiter die Beckengliedmasse sich vorwärts bewegt, desto länger wird der kaudale Körperabschnitt — wenn er nicht gleichzeitig so stark reduzirt würde. Wir dürfen aber, glaube ich, die für den Menschen festgestellten Thatsachen auch für die übrigen Wirbelthiere gelten lassen und annehmen, dass bei allen die distale Extremität sich proximalwärts verschiebt, nicht, wie Paterson meint, nur bei Asinus und Cuscus. Denn nie lässt sich kaudal zur distalen Extremität ein auch nur annähernd kompletes Segment auffinden. Ich muss bei dieser Auffassung selbstverständlich die Ansicht, die distale Extremität befinde sich in einem „sekundären" Vorrücken, nachdem sie vom Kiemenskelett, ihrem Ausgangspunkte, primär über den Körper kaudalwärts gewandert sei, als gänzlich unhaltbar betrachten. Die distale Extremität hat sich immer nur in kranialer Richtung bewegt. Wäre sie schon einmal über den Rumpf kaudalwärts verschoben worden, so besässe der Rumpf seine Segmentirung nicht mehr.

Hiermit ist auch meine Stellung zur Frage der Regionenbildung der Wirbelsäule praezisirt. Wo keine Extremitäten vorhanden sind, fehlen auch die Regionen, in die man die Wirbelsäule nach dem Vorhandensein rippenloser und rippentragender Wirbel einzutheilen pflegt, und es geht vom Kopf bis zum Schwanz eine gleichmässige Segmentirung durch. Bei dem Auftreten von Extremitäten bleiben am proximalen und distalen Ende des Körpers eine Anzahl Segmente nur noch in ihren dorsalen Abschnitten kenntlich, die lateralen und ventralen gehen in die Extremität auf. Mit der Verschiebung der Extremität bleiben an deren vorherigem Standort die dorsalen Abschnitte der Segmente unverändert erhalten, die ventralen

und lateralen Abschnitte jedoch werden nicht ad integrum restituirt, sondern bleiben rudimentär. Sollte vielleicht der Ausdruck „rudimentär“ speciell für die Cervikalregion anstössig erscheinen, so könnte man ihn dahin mildern, dass man sagt: Die von der weiterrückenden Extremität wieder ausgeschiedenen Segmente haben das Vermögen verloren ihre Elemente wiederum segmental zu dissoziiren, sie bleiben verschmolzen. Für die Kaudalregion dagegen tritt noch eine quantitative Verminderung des konfluirten Materials hinzu. Der Morphologe wird also nicht mehr einfach nach dem Skelett den rippenlosen oder nur mit Rippenrudimenten versehene Abschnitt der Wirbelsäule zwischen Kopf und Thorax als Halsregion bezeichnen dürfen, sondern unter Berücksichtigung der jeweiligen Nervenverhältnisse eine längere oder kürzere cervikale (praebrachiale) von einer brachialen Region zu unterscheiden haben. An die brachiale schliesst sich die dorsale oder thorakale an; proximale wie distale Uebergangszone sind ihr noch zuzurechnen. Darauf folgt eine crurale und eine kaudale Region. Die crurale umfasst die bisher sogenannte lumbare und — je nach der Ausdehnung des Plexus cruralis — den proximalen Abschnitt der sacralen Region, deren distaler Theil schon in die Kaudalregion fällt. Beim Menschen reicht normaler Weise die Cervikalregion vom 1. bis zum 3., die brachiale vom 4. bis 7., die thorakale vom 8. bis 20., die crurale vom 21. bis 27., die kaudale vom 28. bis 33. (34.) Wirbel. Die Abgrenzung einer lumbaren und sacralen Region, wie sie die systematische Anatomie kennt, basirt lediglich auf den groben Unterschieden in der durch funktionelle Anpassung erworbenen Form der Skelettelemente. Nennen wir aber die Region, die ihre Nerven sämtlich zur distalen Extremität schickt, regio cruralis, so wird es uns gleichgiltig sein, ob am 20. Wirbel noch eine freie Rippe sich entwickelt oder gelegentlich der 24. Wirbel mehr oder weniger dem Sacrum einverleibt ist. Derartige Varianten haben nur insofern eine tiefere morphologische Bedeutung, als eine lang entwickelte 13. Rippe uns auf einen weit distal stehenden Plexus hinweist ebenso wie umgekehrt die völlige Assimilation des 24. Wirbels an das Sacrum uns auf eine abnorme Vorwärtsverschiebung des Plexus d. h. der Extremität schliessen lässt — aber diese Bedeutung ist uns hier wiederum erst durch das Verhalten der Nerven klar geworden.

Es bedarf nach Allem kaum der Erwähnung, dass ich jeden Versuch, die Wirbel verschiedener Vertebraten anders als der einfachen Reihenzahl nach zu homologisiren, als jeglicher Begründung nicht nur, sondern auch jeglicher Wahrscheinlichkeit entbehrend ansehen muss. Der 10. Wirbel des einen Thieres ist homolog dem 10. des andern, — es braucht deshalb noch keine Homodynamie zwischen beiden zu bestehen;

denn es kann z. B. der 25. Wirbel des einen Individuums frei, der des andern Träger des Beckengürtels sein.

Lässt man für die Extremitäten einerseits eine Entstehung aus einer bestimmten Anzahl von Körpersegmenten, andrerseits die Möglichkeit einer Verschiebung auf Kosten von Nachbarsegmenten gelten, so muss man auch die Plexusnerven auf die den Typus segmentaler Nerven repräsentirenden Interkostalnerven beziehen können. Das Verhalten der Spinalnerven in den Uebergangs- oder Grenzzonen legt ja den Gedanken an eine Parallelisirung sehr nahe. Da sind durch die grössere oder geringere Fusion der Segmente die zugehörigen Nerven zwar auch schon verändert, haben aber doch die Hauptcharaktere der echten Interkostalnerven, die Rami perforantes lateralis und anterior, noch beibehalten, wenn auch nicht ganz rein. — Das gewöhnliche Beispiel dafür liefert der erste Lumbarnerv, der, wie Pansch sich vorsichtig und richtig ausdrückt, den Interkostalnerven „ähnelt"; denn er hat einen doppelten Ram. perf. ant. und, wie wir früher gesehen haben, nicht selten auch einen doppelten Ram. perf. lateralis, sowohl vom Ileohypogastricus als vom Ileoinguinalis. Bei dem zweiten Lendennerven wird es noch viel schwerer und unsicherer, die Parallelisirung mit den Interkostalnerven auszuführen. Ist er doch schon zum Theil oder ganz und gar dem Extremitätenplexus einverleibt. Und in dem letztern für jeden daran Theil nehmenden Spinalnerven die segmentalen Charakteristica bestimmen zu wollen, könnte man nur dann mit einiger Aussicht auf Erfolg wagen, wenn es keine Verschiebungen der Extremitäten bezw. der Plexuselemente gäbe. Nur eins ist hier zu erreichen möglich, nämlich festzustellen, welche Plexusderivate man etwa dem Ram. perfor. lateralis, welche dem Ram. perfor. anterior zu homologisiren hat. Paterson, der dieser Frage mehrfach näher tritt, geht noch nicht soweit ins einzelne, sondern will nur beweisen, dass die Plexuswurzeln überhaupt den Interkostalnerven homolog sind. Vor ihm waren Goodsir und Herringham zu der Ansicht gelangt, dass mit den Wurzeln des Plexus brachialis nur die Rami perforantes laterales der Interkostalnerven in Parallele gestellt werden dürften. Paterson trägt embryologische und vergleichend anatomische Thatsachen zusammen, um darzulegen, dass man die Plexuswurzeln den ganzen Interkostalnerven gleichsetzen müsse, und das ist auch zweifellos das Richtige. Denn wo sollen die Aequivalente der Rami anteriores geblieben sein? Durch die Ausbildung der Extremitäten erleidet doch der Körper ventral keinen Defekt, erfährt vielmehr da noch eine besondere Kräftigung. So gut gewählt aber Paterson's Beweismaterial ist, kann ich doch seinen Folgerungen nicht zustimmen. Denn er sieht die Theilung der Plexuswurzeln in sekundäre dorsale

und ventrale Trunci an, wie die Theilung des Interkostalnerven in Ram. perfor. lateralis und anterior. Nun ist aber der sekundäre dorsale Truncus des Plexusnerven rein dorsaler Natur, der Ram. perforans lateralis des Interkostalnerven dagegen spaltet sich stets wieder in einen dorsolateralen und ventrolateralen Zweig, deren letzterer rein ventraler Natur ist. So komme ich zu dem Schlusse, dass den sekundären dorsalen Trunci der Plexusnerven nur der dorsolaterale Zweig eines Ram. perfor. lateralis homolog sein kann, den sekundären ventralen Trunci dagegen der ventrolaterale Zweig des Ram. lateralis und der Ram. perf. anterior, natürlich immer einschliesslich der zugehörigen Muskeläste. Dann decken sich die Begriffe dorsal und ventral, wie wir sie für die Orientirung am Rumpfe gebrauchen, mit den gleichen Begriffen an den Extremitäten, letztere in ihrer phylogenetisch und ontogenetisch primitiven Stellung betrachtet. Die seitliche Mittellinie giebt am Rumpfe die Grenze der beiden Bezirke an. Die Extremitätenknospe erscheint zunächst jederseits als Falte im Bereiche des lateralen und ventralen Drittels des embryonalen Körpers, begreift also eine durch die seitliche Mittellinie abgesetzte kleinere dorsale, eine grössere ventrale Masse von Bildungsmaterial in sich. Ich verweise hierbei auf Patersons sinnreiche Schemata, die diese Verhältnisse vorzüglich illustriren.

Rami dorsolaterales	Rami ventrolaterales	Rami anteriores
Ram. perf. lat. des Ileohypogastricus (dorsolateral und absteigend)	Ram. perf. lat. des Ileohypogastricus (ventrolateral, oft ganz vom Ileoinguinalis)	Rami antt. von Ileohypogastricus und Ileoinguinalis
Ram. lateralis des Lumboinguinalis	Ram. medialis des Lumboinguinalis	Spermaticus externus
Cutaneus fem. lateralis		
Cutaneus fem. anterior + Sartorius	Cutan. fem. medialis + Pectineus	Obturatorius (+ Ram. cutan.)
Cruralis (für 4 ceps)	Saphenus magnus	
Peroneus	Tibialis	
Cutan. fem. posticus (lateral)	Cutan. fem. posticus medial.	Nn. für Quadrat. fem., Obtur. int. und Gemelli
Cutan. clunium inf. lateral.	Cutan. perinei (vom Cutan. fem. post.)	
Cutaneus clunium inf. medial. (Perforans)	Ram. perinealis Pudendi	N. dorsalis penis.
Perforans coccygeus maior	N. haemorrhoidalis ext.	

Aus der Einzelbesprechung der Plexusderivate im zweiten Abschnitte dieser Arbeit geht schon hervor, welche Nerven ich zu der dorsalen Hälfte der Plexus

rechne, welche zur ventralen. Wenn ich sie hier noch einmal nebeneinander ordne, um dadurch eine rasche Uebersicht zu ermöglichen, so brauche ich wohl nicht zu betonen, dass es mir nicht in den Sinn kommt, die aufgezählten Nerven etwa im Einzelnen als segmentale Homologe aufzufassen, denn das geht in Folge der Plexusverschiebung nicht mehr an und zumeist entspringen sie ja auch aus mehreren Wurzeln. Vielmehr sollen die Reihen nur ausdrücken, welche Nerven meiner Ansicht nach aus einer Verschmelzung der homologen dorsolateralen, ventrolateralen und vordern Aeste der als ursprünglich rein segmental zu denkenden Plexuswurzeln entstanden sind. Die Uebergangszone ist mit berücksichtigt.

Zu dieser Tabelle ist zu bemerken, dass der Genitocruralis in der angegebenen Weise auf den Typus eines Segmentalnerven am besten in Plexus mit L_5 als N. furcalis zurückzuführen ist. Allerdings muss man dabei annehmen, dass die Muskelzweige des Lumboinguinalis bereits in den Cruralis übergegangen sind. Am distalen Ende des Plexus sind der N. pudendus und der Cutaneus clun. inf. medialis (Perforans) nebeneinandergestellt. Die Zusammengehörigkeit der beiden scheint mir am besten durch die Fälle erläutert zu werden, in denen der sog. Perforans von dem Ursprung des Pudendus abzweigt. Aber auch bei dem viel häufigeren Vorkommen eines selbständig entspringenden Perforans bezieht er seine Hauptwurzel konstant aus dem gleichen Spinalnerven wie der Pudendus. — Von den übrigen Nerven der Tabelle kann man wohl wegen des öfter beobachteten gemeinsamen Ursprungs den Cutaneus fem. lateralis und einen Theil des Cutaneus fem. medialis als die beiden Hautzweige eines Ram. perforans lateralis des 3. Lendennerven ansehen, die zugehörigen Muskelnerven sind in den Cruralis aufgegangen. Der Ramus anterior dieser Wurzel wäre dann in einem Theil des Obturatorius und des Cutaneus obturatorii zu suchen.

Es mag auffallen, dass ich den N. obturatorius mit seinem Hautast, die Nerven für die Mm. rotatores femoris und den N. penis den Rami anteriores der ersten beiden Lendennerven anreihe und sie dadurch auch als unter sich gleichwertig darstelle. Der letztere Punkt ist zum Theil schon bei Besprechung der Rotatorennerven berührt, und ich habe früher für sie und den Obturatorius den gemeinsamen Namen „Nn. lumbosacrales anteriores“ vorgeschlagen. Bedürfte es noch eines besondern Beweises für die morphologische Zusammengehörigkeit der Adduktoren- und Rotatorengruppe, so findet er sich in der Beobachtung Wilsons*), wo der ungewöhnlich starke Nerv des Quadratus

*) Abnormal distribution of the nerve to the quadratus fem. in man. Journ. of Anatomy and physiology XXIII, pg. 354 ff.

femoris nach Abgabe seiner gewöhnlichen Zweige an Gemellus inf., Hüftgelenk und Quadratus zwischen Obturator externus und Proximalrand des Adductor magnus auf des letztern Ventralfläche trat und ihn 2 Zoll breit innervirte. Der distale Theil des Muskels wurde regulär vom N. obturatorius versorgt. Leider sagt der Autor nichts über die Verhältnisse im Plexus, die doch höchst wahrscheinlich einen Fingerzeig hätten geben können, wie die sonst im Obturatorius verlaufenden Fasern in die Bahn des Quadratusnerven gelangt sind. Zu konstruiren ist ja der Process unschwer. Denn wir haben bei der Besprechung der Rotatorennerven gesehen, dass der Nerv für Quadratus fem. seine Fasern aus der ersten Wurzel des Plexus ischiadicus erhält. Derselbe Spinalnerv giebt aber gleichzeitig die letzte Wurzel für den N. obturatorius ab, sodass eine Abspaltung der Fasern zu dem genannten Adductorabschnitt recht wohl verständlich würde, wenn man nachweisen könnte, dass sie für gewöhnlich in der letzten Obturatoriuswurzel verliefen. Bei den Marsupialien scheint übrigens die Ausdehnung des Quadratusnerven auf den ganzen Adductor magnus typisch zu sein, soweit Cunninghams*) und Wilsons Beobachtungen reichen. Aber gegen die Unveränderlichkeit der Beziehungen zwischen Nervenversorgung und Muskelhomologie spricht das keineswegs, wie der Erstere will. Man muss nur die Grenzen, in denen eine gewisse Variation hinsichtlich des Nervenverlaufs stattfinden kann, nicht zu eng ziehen, wie Cunningham es thut. Dann braucht man auch noch lange nicht die Entstehung der Variante ins Rückenmark oder ins Gehirn zu verlegen, sondern wird meist schon im Plexus eine Aufklärung erhalten.

Den N. penis den Nn. lumbosacrales anteriores beizugesellen, fühle ich mich berechtigt durch die typische Lage seiner ersten Wurzel, die sich konstant von einer Wurzel des Nerven für den Obturator internus abzweigt. Dadurch werden die Lagebeziehungen dieses Nerven zum Plexus die gleichen wie bei den vorgenannten.

Diese Nervenserie als (einen Konflux mehrerer) Rami anteriores aufzufassen, darin werde ich durch zwei Thatsachen bestärkt. Erstens werden von ihr Muskeln und Haut in unmittelbarer Nähe der ventralen Mittellinie des Körpers versorgt wie von den Rami anteriores typischer Interkostalnerven. Das Bild gestaltet sich nur etwas ungewöhnlich infolge der starken Verkürzung, die der Körper gerade an dieser Stelle im Bereich der Mittellinie erfahren hat, wodurch das äussere Genitale weit proximalwärts zwischen die Pubica hineingeschoben erscheint, während es ursprüng-

*) Report on some points in the anatomy of the Thylacine etc. Zoolog. Challenger Exped. Part. XVI, 1881.

lich distal vom Ischium sich befand. Dadurch kommt es denn, dass Nerven aus dem Ende des Plexus lumbosacralis Theile versorgen, die scheinbar weiter proximal gelegen sind als die Verbreitungsgebiete von Nerven aus dem Anfange des Plexus. — Bei den Nn. thoracici anteriores, die ich in den früheren Mittheilungen vorläufig als den Nn. lumbosacrales anteriores analog bezeichnete, aber ausserdem als deren zweifellose Homologa betrachte, wird der Versuch einer Reduktion auf Rami anteriores typischer Interkostalnerven erleichtert durch die Beziehungen dieser Nerven zu dem M. sternalis. Letzterer wird bekanntlich nicht nur von den Rami anteriores mehrerer Interkostalnerven (des 3.—5.), sondern auch noch durch einen Zweig der Nn. thoracici antt., der den Pectoralis maior durchbricht, innervirt. Eine Doppelversorgung eines nicht zusammengesetzten Muskels aber kann nur aus gleichartigen Nerven erfolgen.

Die zweite Thatsache ist der Abgang der in Rede stehenden Nerven aus dem Plexus und der von ihnen eingeschlagene Weg nach ihren Endgebieten. Hier werden uns wieder die Befunde in den Uebergangszonen bedeutungsvoll. Wir sehen am 12. Dorsalnerven den Ramus anterior oft nicht mit dem Ram. lateralis verlaufen, sondern gleich nach dem Austritt aus dem Foramen intervertebrale abgespalten. Er hält sich dabei aber immer noch an der lateralen Bauchwand. Bei L_1 ist das sehr häufig schon nicht mehr der Fall; der Ileoinguinalis, sofern er den reinen Ramus anterior darstellt, zieht vom Austritt aus dem Psoas sofort nach dem lateralen Rande seines Innervationsgebietes, schräg durch die Fossa iliaca in die Bauchwand. Der Ram. anterior aus L_2 (Spermaticus ext.) verfolgt einen noch direkteren Weg, indem er gleich auf dem Psoas mit nur geringer lateraler Abweichung die Bauchwand erreicht. Dies Verhalten ist mehr als eine blosse Zufälligkeit, es liegt etwas gesetzmässiges in einer solchen Emanzipation, das sich vielleicht am besten so formulieren lässt: „Die Rami anteriores der Spinalnerven zeigen in den Uebergangszonen je näher der Extremität, um so mehr das Bestreben, auf dem kürzesten Wege ihr Endgebiet zu gewinnen.“ An der proximalen Extremität ist zwar die Uebergangszone viel schmaler, aber auch da lässt sich die Wahrheit dieses Satzes erweisen. Ich fand beim Gorilla beiderseits und verschiedene Male beim Menschen den Ram. anterior des 1. Dorsalnerven gleich vom Austritt aus der Wirbelsäule frei und seitlich über die Pleurakuppel hinweg nach dem ventralen Ende des Interkostalraumes bezw. gegen das Austrittsloch verlaufend. — Im Plexus selbst erscheint das Bestreben, den Weg abzukürzen, noch mehr ausgesprochen; die aus Homologis der Rami anteriores entstandenen Nerven heben sich unmittelbar von der Vorderfläche des Plexus und wenden

sich direkt ventral gegen ihr Versorgungsgebiet. So sehen wir es im Plexus brachialis an den Nn. thoracici antt., im Plexus lumbosacralis an den Nn. lumbosacrales antt.

Voigt hat in seinen „Beiträgen zur Dermatoneurologie" ein System von Linien auf dem menschlichen Körper konstruirt, welche die Haut des Rumpfes in ein vorderes, der Vertheilung der Rami perf. anteriores entsprechendes, ein seitliches, den Rami perf. laterales angehöriges, und ein hinteres, von den Rami perff. posteriores versorgtes Verästelungsgebiet eintheilen. Das seitliche Gebiet lässt er in das hintere der proximalen, in das vordere der distalen Extremität übergehen. Aber da ergiebt sich eine Reihe von Willkürlichkeiten und Unzuträglichkeiten, dorsale Nerven sind in einem Gebiete mit ventralen bunt zusammengelegt, sodass die Eintheilung völlig unbrauchbar wird. Hätte Voigt in sein seitliches Verästelungsgebiet noch eine Linie, gewonnen durch Verbindung der Austrittsstellen der Rami perforantes laterales, eingetragen, so würde er ein besseres Eintheilungsprincip gefunden haben. Denn dadurch wird die ventrale Hälfte des Rumpfes von der dorsalen abgegrenzt, und in der erstern besteht ein rein ventrales neben einem ventrolateralen, in der letztern ein rein dorsales neben einem dorsolateralen Verästelungsgebiete. Wenden wir dann für die Extremitäten unsere im Vorstehenden begründete Auffassung der Plexusnerven an, so lässt sich von der Austrittstelle des Ram. lateralis des Ileohypogastricus aus die laterale Mittellinie des Rumpfes nach dem Medialrand der Patella, von da entlang der Crista tibiae zum Medialrand des Fusses und rückläufig vom Lateralrand des Fusses und der Ferse, entlang der Achillessehne, medial am Köpfchen der Fibula vorüber gegen das Tuber ischii verfolgen, von wo sie mit distaler Konkavität gegen das Steissbein hin ausläuft.*) Dass diese Linie die einzig praktikable für die distale Extremität ist, wird man schon daraus entnehmen, dass durch sie das Gebiet der dorsalen Hautnerven vollständig von dem der ventralen geschieden wird. Und projizirt man die Linie auf die tiefen Theile, so werden in der Muskulatur dorsale und ventrale Gruppen ziemlich rein abgesetzt. Man ersieht auch ohne Weiteres den Grad der Einwärtsrotation, durch welche die Extremität aus der phylo- und ontogenetisch primitiven Stellung in die definitive Lage zum Körper gekommen ist.

Abduzirt man den Schenkel in der Frontalebene und rotirt ihm etwas auswärts, so erhält man die primitive Stellung annähernd wieder, und es fällt die Seiten

*) Für die proximale Extremität ist die Verlängerung der Seitenlinie gleichermassen einfach zu konstruiren, wenn man dorsale und ventrale Plexusderivate streng auseinander hält.

linie des Rumpfes in die gleiche Ebene mit der dorsoventralen Grenzlinie der Extremität, wobei letztere zugleich den proximalen und distalen Rand der Extremität markirt. Entlang dem proximalen Rande entfalten sich in die Schenkelhaut an dorsalen Nerven nacheinander 1. der Dorsolateralzweig des Ram. perf. lateralis vom Ileohypogastricus, 2. der Lateralzweig des Lumboinguinalis, 3. der Cutaneus fem. lateralis, 4. der Cutaneus fem. anterior. Entlang dem distalen Rande folgen sich 1. der Cutaneus clun. inf. medialis (Perforans), 2. der Cutaneus clun. inf. lateralis, 3. der Cutaneus femoris posticus lateralis. Vergleicht man diese Reihenfolge mit dem Ursprung der betreffenden Nerven aus dem Plexus, so ergiebt sich, dass an dem proximalen (praeaxialen) Rande die der Körperaxe näher gelegenen Hautpartien von Nerven versorgt werden, die weiter proximal im Plexus entspringen als die Nerven zu den der Körperaxe ferner liegenden Stellen, dass dagegen in dem distalen (postaxialen) Gebiete es sich gerade umgekehrt verhält. Es bedarf keiner speziellen Ausführung, dass bei der Innervation der ventralen Partien das Gleiche der Fall ist. Dies Ergebniss stimmt völlig mit einem der allgemeinen Sätze überein, die Herringham aus einer eingehenden Untersuchung der Innervationsverhältnisse der proximalen Extremität gewonnen hat. Ich citire nach Paterson, der diese Sätze in vollem Umfange für die Extremitäten überhaupt angewandt wissen will, und lasse sie hier ihrer Wichtigkeit wegen wörtlich folgen: 1. Von 2 Muskeln oder 2 Theilen eines Muskels ist der dem proximalen Ende des Körpers nähere von einem proximalen, der dem distalen Ende nähere von einem distalen Nerven versorgt; — 2. Von 2 Muskeln ist der der Längsaxe des Körpers näher gelegene von einem mehr proximalen Nerven versorgt als der weiter gegen die Peripherie gelegene; — 3. Von 2 Muskeln ist der oberflächlichere von mehr proximalen Nerven versorgt als der tiefere; — 4. Von 2 Hautstellen ist die näher dem präaxialen Rande der Extremität gelegene von einem mehr proximalen Nerven versorgt; — 5. Von 2 Hautstellen im präaxialen Gebiet wird die distale von einem mehr distalen Nerven versorgt; von 2 Stellen im postaxialen Gebiete aber wird die distale von einen mehr proximalen Nerven beschickt.

Hinsichtlich der Hautnerven berechtigen unsre Befunde uns ohne weiteres den Ansichten Herringhams beizutreten. Die Muskelinnervation der distalen Extremität scheint sich mir aber nicht in gleich einfacher Weise abhandeln zu lassen. Nehmen wir als Beispiel zunächst die Gruppe der Mm. flexores cruris, so passt das unter 1. Gesagte ganz gut, da der Bicepsnerv weiter distal im Plexus entspringt als der Nerv des Semimembranosus. Dagegen wird der zweite Satz schon durch den Semitendinosus widerlegt; denn dessen proximaler Bauch erhält einen Nerven, dessen

Fasern distal zu denen für den distalen Bauch aus dem Plexus kommen. Ausserdem vergleiche man auch die Innervation der Rotatoren, um das Gegentheil zu sehen. — Der dritte Satz steht ebenfalls im Widerspruch mit der Thatsache, dass die Nerven des Semitendinosus weiter distal entspringen als die für den Semimembranosus, oder, was noch leichter zu erkennen, dass der M. glutaeus maximus seine Nerven aus weiter distal gelegenen Wurzeln bezieht als die von ihm gedeckten Mm.. glutaei medius und minimus. Ich habe das Verhalten der Armmuskelinnervation noch nicht näher studiren können, muss also einstweilen dahingestellt sein lassen, ob Herringhams Sätze dort zu Recht bestehen. —

Zum Schlusse komme ich noch einmal auf die in meinen frühern Mittheilungen gemachten Vorschläge hinsichtlich einer Regelung der Nomenklatur für das hier behandelte Gebiet zurück. Lässt man die Gesamtbezeichnung „Plexus lumbosacralis“ bestehen, so dürfte es sich doch aus morphologischen wie praktischen Gründen empfehlen, die Nerven, welche direkte Beziehungen zur distalen Extremität gewinnen, nicht wie bisher in einen Plexus lumbaris und ischiadicus auseinanderzureissen, zumal der erstere gar nicht alle Lendennerven in sich begreift, der Name des letzteren aber ganz unpraktisch erscheint, da er noch nicht einmal wie jener das Ursprungsgebiet der zugehörigen Nervenmasse bezeichnet. Ein einfacher „Plexus cruralis“ giebt sofort das Verbreitungsgebiet der Nerven an, wie die Nerven der Oberextremität in einen „Plexus brachialis“ zusammengefasst sind. Aus der proximalen Hälfte eines solchen Plexus cruralis entwickelt sich ein „N. femoralis anterior“, der bisherige Cruralis, aus der distalen Hälfte ein „N. femoralis posterior“, der bisherige Ischiadicus, der früher oder später in seine beiden Hauptkomponenten, Tibialis und Peroneus, zerfällt. Distal ist, zwar ohne direkte Beziehungen zur Extremität, untrennbar mit dem Plexus cruralis der Plexus pudendohaemorrhoidalis oder perinealis verbunden. Die darüber hinaus gelegenen kaudalen, rudimentären Spinalnerven behalten ihren Namen „Plexus caudalis“, dessen genaue Abgrenzung gegen den vorhergehenden aber erst noch aus vergleichend-anatomischen Untersuchungen gewonnen werden muss. Am proximalen Ende des Plexus lumbosacralis aber würden die rein abdominalen Nerven der Uebergangszone aus den Beschreibungen der Extremitätennerven auszuscheiden, eventuell als dorsolumbare Uebergangsnerven zu charakterisiren und zusammen mit den reinen Dorsalnerven zu behandeln sein.

In den vorliegenden Blättern glaube ich nicht nur den Nachweis geleistet zu haben, dass in der makroskopischen Anatomie des Menschen noch manches klar-

gestellt werden kann, sondern auch der Rolle eines Vermittlers zwischen den auseinandergehenden Ansichten über den Bau des Plexus lumbosacralis einigermassen gerecht geworden zu sein. Wenn sich in den Betrachtungen des letzten Theiles meine Folgerungen gelegentlich über den Menschen hinaus auf die Wirbelthiere im Allgemeinen erstrecken, kann man mir vielleicht den Vorwurf machen, dass ich die Berechtigung dazu erst durch eine entsprechende Bearbeitung vergleichend-anatomischen Materials hätte erlangen müssen. Dazu fehlt es mir aber einmal an Zeit und Material, andrerseits habe ich weder bei v. Jhering und Paterson noch sonstwo vergleichende Angaben gefunden, die meiner Auffassung von Plexus- und Extremitäten-Bildung und Verschiebung widersprächen, sodass ich die Ueberzeugung hege, jede Nachuntersuchung einer genügend grossen Anzahl Individuen einer beliebigen Wirbelthierspezies werde ganz den meinigen gleiche Resultate zu Tage fördern. Durch meine Auslegung der Thatsachen wird man auch nicht mehr gezwungen sein, in dem Masse wie bisher für jeden nicht unmittelbar klarliegenden Befund die dereinstige Entscheidung der Embryologie zuzuschieben. Die Embryologie wird auch später nicht auf jede Frage eine Antwort geben.

Zu den Tafeln III—V.

Die Figuren sind nach den Originalzeichnungen verkleinert. Durchgängig sind die spinalen Plexuswurzeln so bezeichnet, dass mit L_1 der 21. Spinal- (13. Dorsolumbar-) nerv, mit S_1 der 26. Spinal- (18. Dorsolumbar-) nerv benannt ist.

Für alle Figuren giltige Bezeichnungen:

$D_{11,\ 12}$ = N. dorsalis XI, XII.
L_{1-5} = N. lumbaris I—V.
S_{1-5} = N. sacralis I—V.
C = N. coccygeus.
a = N. perforans coccygeus maior.
b, b = Nn. perforantes coccygei minores.
bib = N. für das Caput breve bicipitis.
bil = „ „ „ „ longum „
cfa = N. cutaneus fem. anterior.
cfi = „ „ „ medialis.
cfl = „ „ „ lateralis.
cfp = „ „ „ posticus communis.
cocc = N. für den M. coccygeus.
cu = „ „ „ „ curvator coccygis.
Cr = N. cruralis.
flex = Nn. für die Mm. flexores cruris.
gc = N. genitocruralis.
gi = N. für den M. gemellus inferior.
gli = N. glutaeus inferior.
gls = „ „ superior.
gs = N. für den M. gemellus superior.
hae = N. haemorrhoidalis externus.
ii = N. ileoinguinalis.
ih = N. ileohypogastricus.
il = N. für den M. iliacus.
ip = „ „ „ „ ileopsoas.

lev = N. für den M. levator ani.
li = N. lumboinguinalis.
ob = N. obturatorius.
oba = N. obturatorius accessorius.
oi = N. für den M. obturator internus und (wenn nicht besonders angegeben) für den M. gemellus superior.
p = Ramus perinealis des N. cutan. fem. post. comm.
Pe = N. peroneus.
pe = N. pectineus.
pen = Ram. dorsalis penis N. pudendi.
per = Ram. perinealis N. pudendi.
pf = N. cutaneus clunium inf. medialis (perforans lig. sacrotuberosi aut.).
pud = N. pudendus.
py = N. pyriformis.
qu = N. für den M. quadratus fem. und (wenn nicht besonders angegeben) für den M. gemellus inf.
Re = Ramus iliacus des N. ileohypogastricus.
sa = N. saphenus magnus.
sm = N. für M. semimembranosus und adductor magnus.
spe = N. spermaticus externas.
st = N. für M. semitendinosus.
Ti = N. tibialis.

Tafel III.

Fig. 1. Normaler Plexus, dorsale Ansicht. L_4 giebt $^2/_5$ an den Plex. sacralis. *cfl* war dem *Cr* angeschlossen.

Fig. 2. Normaler Plexus, ventrale Ansicht (dorsale s. Fig. 5). L_4 schickt $^6/_7$ an den Plex. sacralis. Ursprung der Nn. lumbosacrales anteriores und des N. obturatorius accessorius.

Fig. 3. Normaler Plexus, dorsal. L_4 gibt $^1/_4$ an den Plex. sacralis. *Pe* und *Ti*, nicht künstlich getrennt, fassen eine kleine A. comes superior *(ac)* zwischen sich. Ein N. cutan. clun. inf. lateralis entspringt erst aus dem *Pe*. Der N. cutan. clun. inf. medialis *(pf)* kommt von der Wurzel des Pudendus. *gls'* durchbrach den M. pyriformis und ging in den M. glut. medius.

Fig. 4. Normaler Plexus dorsal. Von L_4 geht $^1/_3$ an den Plexus sacralis. *mm* an Quadriceps femoris.

Fig. 5. Normaler Plexus, dorsale Ansicht des Plexus in Fig. 2. Sehr komplizirte Verhältnisse im Lendentheil. *mm* = Muskeläste; *x* = Anastomose an *cfa*.

Fig. 6. Normaler Plexus dorsal; rechte Seite zu dem vorigen. L_4 gibt $^3/_4$ an den Plexus sacralis. Sehr komplizirter Lendentheil: *sc* = N. subcostalis; *qul* = Nn. für Quadratus lumborum; *ii* für Bauchmuskeln und Ram. lateralis des N. ileoinguinalis; *ii'* für Haut des Mons pubis und Scrotum; *x* an den Funiculus spermaticus; *y* durch Fovea ovalis an die Schenkelhaut medial proximal; *z* an Scrotum lateral und Femur medial; *6, 7* über Tensor fasciae latae lateral dorsal und abwärts; *8* an Femur vorn über dem Ileopsoasdreieck; *9, 10* über Sartorius abwärts bis zur Schenkelmitte; *13* von lateral her an die Haut über der Fovea ovalis; *cfa'* über Sartorius herab bis zum Knie; *sa* enthält einen N. cut. fem. medialis; *mm* an Quadriceps femoris; *ip* in den Ileopsoas distal; *sart* an M. sartorius.

Fig. 7. Normaler Plexus dorsal. L_4 entsendet $^3/_5$ an den Plex. sacralis. Komplizirter Ursprung des *gls*.

Der N. cut. fem. post comm. ist aufgelöst: *cll* = Nn. cut. clun. inff. laterales; *cfpl* an Femurhaut lateral; *cfpm* an Femurhaut medial distal, *cfpm'* medial proximal; *clm* medial, *clm'* lateral an Tuber ischii aufwärts in die Gesässhaut (N. cut. clun. inf. medialis); *x* an Haut dicht distal vom Tuber, *p* an Perineum und Femur medial proximal.

Fig. 8. Abnormer Plexus mit Ueberkreuzung aus L_4 und L_5, dorsal (ventral s. Fig. 16). Die Wirbelsäule enthält 13 Dorsal-, 5 Lumbar-, 5 Sakral-, 4 Kaudalwirbel. Der Plex. sacralis war natürlich getheilt durch den M. pyriformis.

gls' geht durch den M. pyriformis in den M. glut. medius. Der N. cut. fem. post. communis ist in seine Komponenten zerlegt: *cfpm* an mediale, *cfpl* an laterale Hälfte des Femur bezw. Crus; *8, 7, 6* = Nn. cut. clun. inff. laterales; *1* = indifferenter Hautnerv an der Grenze zwischen dorsalem und ventralem Versorgungsgebiet, etwa über der Mitte des Distalrandes des M. glut. max.; *2, 4, 5* an Haut über und medial von dem Tuber ischii; *3* und *p* an Haut distal vom Tuber und an Perineum; *9* an Femur proximal medial bis zur Mitte herab. — *pud* = tiefer, *pud'* = oberflächlicher Theil des Ram. perinealis pudendi.

Fig. 9. Normaler Plexus dorsal. L_4 gibt $^2/_3$ an den Plex. sacralis.

cll = N. clun. inff. laterales; *cfp* = laterale und mediale distale Portion des N. cut. fem. post. comm. für die Schenkelhaut; *cfpm* an Schenkelhaut medial proximal; *clm* an Gesässhaut medial von *cll*, aber noch lateral von *pf* (n. cut. clun. inf. medialis); *x* an Schenkelhaut dicht distal vom Glutaeus max., über dem Austritt des *cfp* (indifferenter Hautnerv auf der Grenze des dorsalen und ventralen Innervationsgebietes).

Fig. 10. Abnormer Plexus ventral. L_5 = N. furcalis, L_2 ist nicht mit L_1 in Zusammenhang. Von einer Wirbelsäule mit 13 Dorsal- und 5 Lumbarwirbeln. Plexus sacralis war durch den Pyriformis natürlich getheilt. *ps* an M. psoas; *mm* an Quadriceps femoris. Die Nn. lumbosacrales anteriores sind dunkler gehalten.

Fig. 11. Normaler Plexus, dorsal. Aus einer Leiche mit 12 Dorsal- und 5 Lumbarwirbeln, deren letzter beiderseits durch Gelenkflächen am Proc. lateralis mit den Seitentheilen des Sacrum artikulirte. L_4 gibt $^2/_5$ an den Plex. sacralis. Der N. cut. clun. inf medialis *(pf)* kommt von der Wurzel des Pudendus.

Fig. 12. Abnormer Plexus, ventral (dorsal s. Fig. 24). L_5 ist N. furcalis, von L_4 geht aber bereits ein schwaches Bündel *(z)* an L_5. Der Plex. sacralis war durch den M. pyriformis natürlich getheilt.

Ursprünge der Rotatorennerven: *x* an das Hüftgelenk, *qu* an M. gemellus inf. und quadrat. fem., *gs* an M. gemellus sup., *oi* an dem M. obturat. int. innerhalb, *oi'* an denselben ausserhalb des Beckens.

Fig. 13. Normaler Plexus dorsal. L_4 gibt die Hälfte an den Plex. sacralis.

Fig. 14. Normaler Plexus dorsal. Von L_4 geht $^1/_4$ an den Plex. sacralis.

Fig. 15. Normaler Plexus ventral (zu Fig. 35). Anastomose des *oba* mit einem Teile des *cfi*. Die Nn. lumbosacrales anteriores sind dunkler gehalten. — *sy* = Zweig an den Grenzstrang des Sympathicus.

Tafel IV.

Fig. 16. Abnormer Plexus mit Ueberkreuzung aus L_4 und L_5, ventral. Aus einer Leiche mit 13 Dorsal-, 5 Lumbar-, 5 Sakral-, 4 Kaudalwirbeln (dorsale Fläche dazu s. Fig. 8). Plexus sacralis durch Pyriformis natürlich getheilt.

Ursprung der Nn. für die flexores cruris vom *Ti* abgelöst. — *per* = tiefer, *per'* = oberflächlicher Ast des Ram. perinealis pudendi. — *comm* = N. communicans tibialis.

Fig. 17. Abnormer Plexus mit Ueberkreuzung aus L_3 und L_4, dorsal.

Fig. 18. Abnormer Plexus mit Ueberkreuzung aus L_3 und L_4, dorsal. Linke Seite zu dem Plexus in Fig. 17.

Fig. 19. Abnormer Plexus mit Ueberkreuzung aus L_3 und L_4, ventral. — Von einer Wirbelsäule mit 12 Dorsal-, 5 Lumbar-, 6 Sakral-, 3 Kaudalwirbeln, wobei der letzte Lendenwirbel ganz dem Sakrum assimilirt war und an der Bildung der Facies auricularis beiderseits theilnahm. Der Plex. sacralis wurde durch den Pyriformis natürlich getheilt.

ii enthält hier nur Hautzweige, die Muskelzweige führt *ih* mit; *li* ist nur die mediale Portion des N. lumboinguinalis, die laterale ist in *cfl* eingegangen.

Fig. 20. Normaler Plexus ventral. L_4 gibt $^1/_{12}$ an den Plexus sacralis. — Ursprung des *oba*.

Fig. 21. Abnormer Plexus mit Ueberkreuzung aus L_4 und L_5, dorsal. Linke Seite zu dem Plexus der Fig. 34. Aus einer Leiche mit 13 Dorsal-, 5 Lumbar-, 5 Sakral-, 3 Kaudalwirbeln. Plexus sacralis durch Pyriformis natürlich getheilt.

Fig. 22. Abnormer Plexus mit komplizirter Ueberkreuzung aus L_4 und L_5, dorsal. Rechte Seite zu Fig. 30. Aus einer Leiche mit 12 Dorsal-, 6 Lumbar-, 5 Sakral-, 3 Kaudalwirbeln, wobei der 6. Lendenwirbel ganz an das Sakrum assimilirt war und an der Bildung der Facies auricularis theilnahm. Der Plex. sacralis war durch den Pyriformis natürlich getheilt.

Fig. 23. Plexus mit Ueberkreuzung aus L_4 und L_5, dorsal. Linke Seite zu dem Plexus Fig. 28.

Fig. 24. Abnormer Plexus dorsal; L_5 = N. furcalis; durch *z* ist aber bereits die Form der überkreuzten Nn. furcales aus L_4 und L_5 angedeutet (zu Fig. 12).

Bei *x* ist die dorsale Ursprungsportion des *cfp* abgeschnitten und herabgezogen.

Fig. 25. Normaler Plexus ventral. Die lumbosakrale Uebergangsportion beträgt nur $^1/_{20}$ von L_4. Aus einer Leiche mit 13 Dorsal-, 5 Lumbar-, 5 Sakral-, 3 Kaudalwirbeln.

Fig. 26. Normaler Plexus ventral, mit einem lumbosakralen Uebergange, der leicht eine Ueberkreuzung vortäuschen könnte. L_4 gibt etwa $^1/$[illegible] an den Plexus sacralis. Von einer Wirbelsäule mit 13 Dorsal-, 5 Lumbar-, 5 Sakralwirbeln. (Zusammengehörig mit dem Plexus in Fig. 29.)

Fig. 27. Abnormer Plexus mit Ueberkreuzung aus L_4 und L_5, dorsal. Von einer Wirbelsäule mit 13 Dorsal-, 5 Lumbar-, 5 Sakral-, 4 Kaudalwirbeln. Linke Seite zu dem Plexus in Figg. 16 bezw. 8. Der Plex. sacralis war durch den Pyriformis natürlich getheilt.

Zweige des N. glut. superior: *glm* an Glutaeus minimus, *glm'* an die Scansoriusportion desselben, *te* an Tensor fasciae latae, *gls* an Glutaeus medius. — Zweige des N. cut. fem. post. comm.: *cl* = Nn. clun. inff. laterales, *cfp* = vereinigte dorsale und ventrale Fasern für Femur distal und Crus proximal; *x* an Femur lateral proximal; *y* an Femur medial proximal; *z* an die Haut der Tubergegend.

Fig. 28. Abnormer Plexus mit Ueberkreuzung aus L_4 und L_5, dorsal. Aus einer Leiche mit 12 Dorsal-, 6 Lumbar-, 5 Sakral-, 4 Kaudalwirbeln, wobei der letzte Lumbarwirbel links durch den Querfortsatz mit dem Sakrum artikulirend verbunden war.

Fig. 29. Abnormer Plexus mit Ueberkreuzung aus L_4 und L_5, dorsal. Rechte Seite zu dem Plexus der Fig. 26.

Fig. 30. Abnormer Plexus mit Ueberkreuzung aus L_4 und L_5, dorsal. Linke Seite zu Fig. 22. Natürliche Theilung des Plexus sacralis durch den Pyriformis.

Fig. 31. Normaler Plexus dorsal. Aus einer Leiche mit 13 Dorsal- und 5 Lumbarwirbeln. L_4 gibt $^1/_6$ an den Plex. sacralis.

Fig. 32. Lendentheil eines normalen Plexus ventral. Von L_4 gehen $^3/_4$ in den Plex. sacralis über.

liv = ventraler (medialer) Theil des N. lumboinguinalis, während der dorsale dem *cfl* angeschlossen ist. *x* ging theils in das Periost der Pectengegend, theils über Pecten weiter, war aber da abgeschnitten.

Tafel V.

Fig. 33. Plexus mit Ueberkreuzung aus L_4 und L_5, dorsal. Von einer Wirbelsäule mit 13 Dorsal-, 4 Lumbar-, 5 Sakral-, 4 Kaudalwirbeln.

Fig. 34. Plexus mit Ueberkreuzung aus L_4 und L_5, dorsal. Rechte Seite zu dem Plexus der Fig. 33. *gls'* an den M. pyriformis und durch ihn an Glutaeus medius.

Fig. 35. Normaler Plexus dorsal (ventral s. Fig. 15). Aus einer Leiche mit 13 Dorsal- und 5 Lumbarwirbeln. L_4 gibt $^1/_{10}$ an den Plexus sacralis. Letzterer war durch den M. pyriformis natürlich getheilt.

Fig. 36. Abnormer Plexus mit Ueberkreuzung aus L_4 und L_5, dorsal. Von einer Wirbelsäule mit 13 Dorsal-, 5 Lumbar-, 5 Sakral-, 3 Kaudalwirbeln. — Natürliche Theilung des Plexus sacralis durch den M. pyriformis.

Fig. 37. Normaler Plexus ventral. L_4 schickt $^2/_5$ an den Plexus sacralis.

Fig. 38. Abnormer Plexus mit Ueberkreuzung aus L_4 und L_5, ventral. Von einer Wirbelsäule mit 13 Dorsal-, 5 Lumbar-, 5 Sakral-, 3 Kaudalwirbeln.

Fig. 39. Normaler Plexus dorsal; von L_4 spalten sich $^5/_6$ an Plexus sacralis ab.

Historische Entwickelung

der

Lehre von der Parthenogenesis.

Von

Dr. O. Taschenberg,
Professor in Halle.



Das Material, welches der nachfolgenden Darstellung zu Grunde liegt, war zum grösseren Theile schon vor etwa zehn Jahren gesammelt und sollte Verwendung finden in einer umfassenden Darstellung der gesammten Lehre von der Zeugung der Thiere, wie auch meine historische Skizze über die Urzeugung der gleichen Veranlassung ihre Entstehung verdankt. Das beabsichtigte Buch über die Zeugung wird wohl niemals von mir geschrieben werden; das vorliegende Kapitel aber schien mir nicht ungeeignet, einer Festschrift einverleibt zu werden, die einem Manne dargebracht wird, welcher manchen Grundpfeiler zu der Lehre von der Parthenogenesis gelegt hat. Indem ich ihm, meinem hochverehrten Lehrer, hierdurch meinen herzlichsten Glückwunsch darbringe, möchte ich ihm gleichzeitig einen Zeitraum aus dem Entwicklungsgange seiner Forschungen in das Gedächtniss zurückrufen, welcher zeigt, wie die Fortschritte, die er auf seinem arbeits- und segensreichen Wege gemacht hat, zugleich bedeutungsvolle Marksteine für unsere gesammte zoologische Wissenschaft bedeuten.

Der Ausdruck Parthenogenesis wurde zuerst von Owen[1]) für die beim Generationswechsel auftretende ungeschlechtliche Fortpflanzung gebraucht und erst später (1856) von Siebold in einem etwas anderen Sinne auf diejenige Art von Zeugung übertragen, bei welcher aus unbefruchteten, von wirklichen Weibchen gebildeten Eiern junge Brut entsteht. Hierdurch wurde Siebold der Begründer einer neuen Lehre, welche den früher als Gesetz ausgesprochenen Erfahrungsatz „lucina sine concubitu nulla“ umstiess. Nicht, dass es vorher an Beobachtungen über unbefruchtete und doch entwicklungsfähige Eier gefehlt hätte; dieselben wurden aber von den Beobachtern selbst in einer anderen Weise — in der Regel durch die Annahme eines Hermaphroditismus — zu deuten gesucht, oder entbehrten der nöthigen Genauigkeit, um sich allgemeinere Anerkennung zu verschaffen.

[1]) Owen, Rich., On parthenogenesis: a discourse introductory to the Hunterian Lectures on generation and development for 1849. London 1849. 8. (76 p.) — In dem gleichen Sinne wird die Bezeichnung angewandt von Prosch, V., Om Parthenogenesis og Generationsvexel, et Bidrag til Generationstaeren. Kjobenhavn, Trykt hos J. C. Scharling, 1851. 8.

Wenn wir zunächst davon absehen, dass schon Aristoteles eine Vorahnung von den eigenthümlichen Erscheinungen der Fortpflanzungsgeschichte der Bienen hatte, so dürfte die älteste hierher gehörige Beobachtung aus dem Jahre 1667 herrühren, wo Goedart ein Weibchen von *Orgyia gonostigma*, welches er aus der Raupe gezogen hatte, unbefruchtete und doch fruchtbare Eier legen sah. Eine zweite Mittheilung, welche gleichfalls auf das 17. Jahrhundert zurückreicht, bezieht sich auf eine Spinne, von welcher ein gewisser Blancard an Hannemann schreibt: „Habeo araneam, quae quattuor annos peperit ova, ex quibus iterum araneae sunt productae, atque hoc possum affirmare, qud nullus masculus adfuit et semper procreatae araneae. Num sit hermaphroditae vestrum erit iudicare.“ Ueber Spinnen ist nur noch zweimal in dem gleichen Sinne berichtet worden (Duméril 1861 [1]) und neuerdings Campbell 1882), während die Beobachtungen an Schmetterlingen — es handelt sich dabei fast immer um Spinner oder Schwärmer — von den verschiedensten Seiten bereichert wurden. Wenn nun auch die meisten derartigen Mittheilungen [2]) weit entfernt waren,

---

[1]) Blanchard (Compt. Rend. T. 44. 1857. p. 741) gibt eine Aufklärung über solche Befunde. Er beobachtete, dass überwinternde Spinnen, von Männchen isolirt, mehrere Jahre hindurch fruchtbare Eier legen können. Aber von Parthenogenesis ist dabei keine Rede, sondern die zwei grossen *receptacula seminis* bewahren das Sperma für mehrere Bruten. — Campbell hielt eine weibliche Hausspinne elf Monate in Gefangenschaft, während welcher Zeit sie sich zweimal häutete und zuletzt Eier ablegte, aus denen einige junge Spinnen auskrochen. Auch hier hätte durch anatomische Untersuchung festgestellt werden müssen, ob die *receptacula seminis* Sperma enthielten oder nicht, um vorhergegangene Befruchtung oder jungfräuliche Zeugung festzustellen.

[2]) Ich lasse hier die in der Litteratur verzeichneten Fälle folgen, wobei die Gewährsleute mit der Jahreszahl ihrer Publikation (nach welcher das Nähere im Litteraturverzeichnisse am Schlusse dieser Abhandlung nachzusehen ist) in Parenthese beigefügt sind:

Acherontia atropos (Massa 1888 — einige Räupchen, die dann starben.)
Sphinx ligustri (Treviranus 1804; Nix 1869.)
Smerinthus populi (Nordmann [Burmeister] 1832; Brown 1835; Kipp 1853; Newnham [Lubbock] 1857; della Torre 1877.)
Smerinthus ocellatus (Johnston 1848.)
Arctia caja (Brown 1835; Lecoq 1856; Robinson [Lubbock] 1857; Barthélemy 1859; Schlapp [Keferstein] 1861.)
Arctia hololeuca (Popoff [Mannerheim] 1849.)
Arctia villica (Stowell [Lubbock] 1857; Ghiliani [Curò] 1870.)
Spilosoma menthastri (Vángel 1887.)
Saturnia polyphemus (Curtis [Filippi] 1851.)
Saturnia (Attacus) Cynthia (Girard 1863, 1872.)
Saturnia pyri (Vángel 1887.)
Bombyx (Sericaria) mori (Castellet 1795; Herold 1838; Boursier [Duméril] 1847; Mögling 1847; Cornalia 1856; Schmidt u. Siebold 1856; Gasparin 1857; Barthélemy 1859; Jourdan 1861; Verson 1873; Siebold 1874; Tichomiroff 1886, 88, 89.)

jeden Zweifel an deren Richtigkeit auszuschliessen, und eben darum auch von Siebold sämmtlich mit vielleicht allzu skeptischem Auge angesehen wurden, so liegen uns doch auch schon aus früherer Zeit Beobachtungen über verschiedene Krebschen vor, durch welche die parthenogenetische Fortpflanzung derselben auf das unzweideutigste bewiesen wird. Dieses Verdienst gebührt dem ehrwürdigen Pastor Schäffer zu Regensburg, welcher seine Untersuchungen an Wasserflöhen 1755 und an *Apus* ein Jahr später der Oeffentlichkeit übergab. Uebrigens waren noch früher durch Leeuwenhoek (1695) und durch Bonnet (1745) ganz ähnliche Erfahrungen an Blattläusen gemacht worden, welche ebenso wie die übrigen Mittheilungen jener Zeit über jungfräuliche Zeugung in der Folge durchaus bestätigt, wenn auch zunächst noch vielfach anders gedeutet wurden, als wir es heutzutage zu thun pflegen.

Der Anstoss zur wissenschaftlichen Begründung unserer Lehre ging jedoch von keiner der bisher erwähnten Thierformen, sondern von der Honigbiene aus, welche, wie bereits angedeutet, schon für Aristoteles Veranlassung zu ähnlichen Betrachtungen gewesen war. Dieser grosse Forscher des Alterthums spricht in seinem Buche „Von der Zeugung und Entwicklung der Thiere“ die Sätze aus: 1. „Die Drohnen

---

Bombyx quercus (Plieninger 1849; Westwood 1857.)
Bombyx rubi (Vángel 1887.)
Lasiocampa quercifolia (Basler [Bernouilli] 1772.)
Lasiocampa pini (Scopoli 1777; Suckow 1828; Lacordaire 1838; Goossens 1876.)
Lasiocampa potatoria (Burmeister 1832; Wejenbergh 1870.)
Psyche apiformis (Rossi [Ochsenheimer] 1810.)
Psyche Ecksteinii (Vángel 1887.)
Psyche Zelleri (Vángel 1887.)
Oiketicus Kirbyi (Berg 1874.)
Dasychira pudibunda (Witzel u. Werneburg [Keferstein] 1861.)
Liparis dispar (Carlier [Lacordaire] 1838; Tardy [Westwood] 1857; Weijenbergh 1870; Pearce 1879; v. Bock 1887; Platner 1888.)
Leucoma salicis (Popoff [Keferstein] 1861.)
Leucoma ochropoda (Popoff [Keferstein] 1861.)
Orgyia gonostigma (Goedart 1667.)
Orgyia antiqua (Westwood 1857; Passavant 1870.)
Orgyia ericae (Maassen 1870.)
Diloba coeruleocephala (Bernouilli 1772. — Bernouilli nennt den Schmetterling *Phalaena pacta L.*, nach Keferstein (1861) ist es die genannte Art.)
Aglia tau (Weismann 1891. p. 104 — nur eine Raupe.)
Aphomia colonella (Hoffer 1885 — Raupen.)
Ocnogyna parasita (Vángel 1887.)

entstehen auch in einem königinlosen oder weisellosen Stocke", und 2. „Die Bienen erzeugen ohne Begattung Drohnen".

Es ist bekanntlich das unsterbliche Verdienst des katholischen Pfarrers Dzierzon zu Karlsmarkt in Schlesien, in unseren Tagen von neuem die Aufmerksamkeit auf die eigenthümlichen Fortpflanzungserscheinungen der Bienen gelenkt, und gestützt auf seine umfassenden Erfahrungen, die hier regelmässig auftretende Parthenogenesis durchaus richtig geschlossen und zuerst 1845 öffentlich ausgesprochen zu haben. Die Anatomen und Physiologen hatten sich damals so gut wie gar nicht mit der Honigbiene und ihrem interessanten Haushalte beschäftigt und waren mithin nicht in der Lage, die Dzierzon'schen Behauptungen aus eigenen Erfahrungen zu stützen oder zu widerlegen. Dieselben blieben daher zunächst mehr oder weniger unbeachtet und veranlassten nur unter den Imkern ein Hin und Her von Widersprüchen oder Anerkennungen. Die Thatsache, dass Arbeitsbienen, welche nach ihrem ganzen anatomischen Bau nicht befruchtet werden können, zuweilen dennoch entwickelungsfähige Eier legen, hatte Siebold (1851) zu der Ansicht geführt, dass es sich hier um einen Generationswechsel handeln möge, wie dieser Forscher auch die Fortpflanzung der Blattläuse in dem gleichen Sinne deuten zu müssen glaubte.

Die immer wieder auftauchenden Nachrichten (Speyer, Wocke, Reutti) von Schmetterlingen, namentlich von den sog. Sackträgern, welche häufig unbefruchtete entwicklungsfähige Eier legen sollten, veranlassten Siebold zu eigenen Beobachtungen an diesen Thieren. Er gelangte (1849) zu der Ueberzeugung, dass gerade bei diesen, im weiblichen Geschlechte flügellosen, zuweilen ganz larvenartigen Insekten sehr leicht Täuschungen unterlaufen und zur irrigen Annahme einer Parthenogenesis führen können, und blieb zunächst noch ein Gegner dieser letzteren. Als er sich dann von der Fortpflanzung männerloser Solenobien überzeugt hatte, war er auch hier geneigt, diese Individuen für die Ammen innerhalb eines Generationswechsels in Anspruch zu nehmen (1850), und erst als er ein Jahr später durch anatomische Zergliederung die wahre weibliche Natur derselben erkannt hatte, führte er die Bezeichnung „Parthenogenesis" für diese Art der Fortpflanzung ein. So wurde durch eine „Ironie des Schicksals" einer der entschiedensten Gegner der Jungfernzeugung zu ihrem wissenschaftlichen Begründer. Dies geschah 1856 in der Schrift „Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen".

Wie mächtig übrigens das Dogma von der nothwendigen Befruchtung der Eier und daher die feindliche Stellung dieser neuverkündigten Fortpflanzungsart gegenüber war, ist am besten ersichtlich aus den Worten Rudolf Wagner's, welche er bei

Besprechung der Siebold'schen Schrift nicht unterdrücken konnte. „Durch diese Parthenogenesis — so heisst es in den Göttinger Gelehrten Anzeigen — ist leider eine der aller unbequemsten und der Hoffnung auf sog. allgemeine Gesetze der thierischen Lebenserscheinungen widerwärtigsten Thatsachen in die Physiologie eingeführt worden. Erfreulich oder besonders aufmunternd für die Lobpreisungen unserer gerühmten Fortschritte in der theoretischen Erkenntniss der Lebensprozesse kann es unmöglich sein, und aufrichtig gesagt, kann ich mich eigentlich so wenig darüber erfreuen, als es bei einem Physiker der Fall sein würde, wenn plötzlich ein oder mehrere Ausnahmefälle von dem Gravitationsgesetze entdeckt würden."

Nicht viel anders stellt sich Leydig (1860) zur Parthenogenesis, wenn er sagt (pag. 65): „Gar manchem Leser der citirten v. Siebold'schen Schrift mag es gegangen sein wie dem Schreiber dieses; man durchgeht das sinnig geschriebene Buch mit Spannung vom Anfang bis zum Ende und freut sich über Bienenzüchter und Naturforscher, aber die eigentliche Wirkung ist keine angenehme, besonders für die nicht, welche mit Liebe der Idee huldigen, es halte die Natur in den wichtigsten Lebensvorgängen an gewissen Maximen gerne fest und lasse sie nicht leicht fahren. Von diesem Geschichtspunkte aus möge es entschuldigt werden, wenn ich gegen die „wahre Parthenogenesis", so wie sie hingestellt wird, einige Einwendungen erhebe."

Seit der grundlegenden Arbeit Siebold's wurde die Lehre von der jungfräulichen Zeugung nicht nur durch Bestätigung schon früher beigebrachter Beobachtungen immer fester gestützt, sondern auch durch neue Erfahrungen bedeutend erweitert und in ihrem Verhältnisse zu den übrigen Fortpflanzungsarten richtiger erkannt. Es waren namentlich v. Siebold selbst und Leuckart, welche durch treffliche Untersuchungen unsere Kenntnisse bereicherten. Dass daneben auch Stimmen (Tigri, Schaum, Plateau u. a.) laut wurden, welche den Errungenschaften mühsamer und scharfsinniger Beobachtungen mit allerlei unbegründeten und von Vorurtheilen eingegebenen Bedenken entgegenzutreten versuchten, ist eine im Entwicklungsgange jeder Wissenschaft zu oft gemachte Erfahrung, als dass sie uns hier besonders wundernehmen könnte.

Um uns über den weiteren Fortschritt unserer wissenschaftlichen Erkenntniss auf dem Gebiete der Parthenogenesis zu orientiren, erscheint es zweckmässig, die einzelnen Formenkreise, bei welchen diese Zeugungsart zur Beobachtung kommt, für sich allein in Betracht zu ziehen.

Zunächst hat man gelernt eine exceptionelle Parthenogenesis von einer regelmässig auftretenden zu unterscheiden. In Betreff der ersteren, welche von den ver-

schiedensten Seiten, namentlich in Bezug auf *Bombycidae* und *Sphingidae* unter den Schmetterlingen zur Sprache gebracht worden ist, genügt es, im allgemeinen auf obige Zusammenstellung der bekannt gewordenen Fälle zu verweisen. Nur über den Seidenspinner (*Bombyx mori*) mögen hier noch einige nähere Mittheilungen Platz finden. Der Erste, welcher Beobachtungen über unbefruchtete und doch entwicklungsfähige Eier dieses Schmetterlings anstellte, war (1795) der Generalinspektor der sicilianischen Seidenspinnereien Constans de Castellet. Als dessen an Réaumur eingesandte Mittheilungen von diesem mit den lakonischen Worten „ex nihilo nihil fit" beantwortet waren, suchte er, von der Autorität des Präsidenten der Pariser Akademie an seiner nüchternen Beobachtung irre gemacht, dieselbe durch die Annahme einer Begattung der Raupen vor der Verpuppung zu erklären! Doch auch in der Folge wurden ähnliche Wahrnehmungen gemacht, wonach sich wenigstens die Embryonalentwicklung in unbefruchteten Eiern abspielt. (Herold 1838; Leuckart 1855.) Schmetterlinge beiderlei Geschlechts wurden von Siebold und Schmid (1856) aus Eiern gezogen, welche nach des letzteren Zeugniss bestimmt jungfräulichen Weibchen entstammten. Ferner constatirte Barthélemy (1859), jedoch nur für die Sommergeneration, ein Parthenogenesis, und von mehreren Seiten wurden später Mittheilungen gemacht, dass diese Erscheinung in Südfrankreich sowohl wie in Norditalien den Seidenwurmzüchtern hinlänglich bekannt sei, so dass man die Rassen der Seidenraupen durch parthenogenetisch erzeugte Individuen aufzufrischen suche (Jourdan 1861) oder Männchen überhaupt nur alle zwei Jahre zur Begattung zulasse (Gasparin 1859).[1])

Verson (1873) tritt freilich der Behauptung entgegen, dass jungfräuliche Zeugung beim Seidenspinner häufig zur Beobachtung komme und bemerkt in neuester Zeit (1888), dass diese sog. parthenogenetische Entwicklung bei der Seidenraupe nur bis zur Bildung der serösen Membran geht (pag. 263.). Jedenfalls ist sie durch die gewissenhaften Untersuchungen verschiedener Forscher, zu denen sich später (1871 u. 1873) auch Siebold wieder gesellte, über allen Zweifel erhoben worden und wird in neuester Zeit von Tichomiroff festgehalten, der sogar beobachtet hat, dass sie durch mechanische Reize der Eier befördert wird.

[1]) Verson erklärt zwar neuerdings, dass diese Angaben völlig aus der Luft gegriffen seien. Es ist übrigens keineswegs ausgeschlossen, dass Verson bezüglich seiner Beobachtungsresultate genau so im Rechte ist, wie es Andere trotz entgegengesetzter Erfolge auf Grund der ihrigen sind. Die inneren Ursachen, welche die Parthenogenese veranlassen und in dem einen Falle die Entwicklung nur anregen, im andern aber zu Ende führen, sind uns gänzlich unbekannt.

Die erst in den Jahren 1879—81 durch Jobert und Osborne[1]) bekannt gewordenen Fälle einer Parthenogenesis bei Käfern (*Eumolpus* [*Adoxus*] *vitis* und *Gastrophysa raphani* [*Gastroidea viridula*]) gehören, falls sie überhaupt sicher verbürgt sind, was nach des Autors eigenen Worten für die erste Art noch zweifelhaft erscheinen muss,[2]) auch nur zu den Ausnahmefällen.[3]) Dasselbe kann man nicht für gewisse Blattwespen (*Tenthredinidae*) behaupten, unter welchen namentlich eine Art, *Nematus ribesii s. ventricosus,* schon seit längerer Zeit genauer auf ihre Fortpflanzung untersucht worden ist. Die Entwicklungsfähigkeit unbefruchteter Eier war von dieser Art schon Thom (1820) bekannt, wurde aber erst 1866 durch Kessler von neuem entdeckt — Claus vervollständigte die Beobachtungen durch mikroskopische Untersuchung des receptaculum seminis — und von Siebold (1871) durch sehr sorgfältige Beobachtung bestätigt. Obgleich bei dieser Art gleichzeitig mit den Weibchen männliche Individuen vorhanden sind, so schicken sich doch die ersteren unmittelbar nach dem Ausschlüpfen meist ohne ein Männchen abzuwarten, dazu an, Eier zu legen, sodass hier die Parthenogenesis als Regel angesehen werden kann. Das Wichtigste dabei ist übrigens der Umstand, dass auf diesem Wege stets Männchen erzeugt werden. Diese auch sonst zu beobachtende regelmässige Abhängigkeit des männlichen Geschlechts von unbefruchteten Eiern wurde zuerst von Leuckart (1857) als Arrenotokie bezeichnet, ein Ausdruck, welcher zunächst auf die Drohnenbrütigkeit der Bienen Anwendung fand.

Die genannte Stachelbeerblattwespe blieb übrigens keineswegs die einzige Art ihrer Familie, bei welcher Parthenogenesis beobachtet wurde, wenn dieselbe auch bei anderen Arten nicht mit derselben Regelmässigkeit auftritt; wie denn bei diesen

---

[1]) Von *G. raphani* hat Osborne zuerst (1879) aus parthenogenetisch erzeugten Eiern zwei Larven gezogen, die aber starben; später (1880) ist es ihm gelungen, ein Weibchen auf gleichem Wege zu züchten, während andere Individuen als Puppen zu Grunde gingen. Bei einem dritten Male hatte er einen zweiten Käfer erhalten, der auch weiblich war, andere Eier (6) waren ebenfalls ausgekrochen, aber die Larven starben. Osborne hält die Parthenogenesis bei diesem Käfer für ebenso häufig wie bei *Nematus ventricosus.*

[2]) Jobert spricht die Vermuthung aus, dass *Adoxus vitis* vielleicht hermaphroditisch sei, weil bei demselben eigenthümliche, sehr bewegliche Körperchen aufgefunden wurden, welche an Samenkörperchen erinnerten. — Sollte es hiermit vielleicht eine ähnliche Bewandtniss haben wie mit den Beobachtungen von Keferstein und Ehlers (Ztschr. f. wiss. Zool. Bo. X. 1859), welche in der bursa copulatrix von *Helix pomatia* neben den Zoospermien eine Menge spindelförmiger, langgegeisselter Infusorien antrafen?

[3]) Die Mittheilung von F. Will (1886), wonach bei *Halyzia ocellata* ein neuer Fall von Parthenogenese vorgekommen sein soll, entbehrt jeder Beweiskraft, denn daraus, dass diese Coccinelle noch nicht ausgefärbt war, ist kein sicherer Schluss auf ihre Jungfräulichkeit zu ziehen.

Thieren die Männchen oft sehr selten und zum Theil überhaupt noch nicht bekannt sind. Es waren Cameron, Fletcher, R. v. Stein, v. Siebold, Brischke, welche vom Jahre 1880 an unsere Kenntnisse über die Fortpflanzung dieser Hymenopteren wesentlich bereicherten. Stein spricht sich (1883) über die Parthenogenesis der Blattwespen folgendermassen aus: „Ich halte I. für vollständig und ausschliesslich parthenogenetisch alle jene Arten, bei denen es bis jetzt trotz emsigster, seit 100 Jahren in allen Ländern fortgesetzter Forschung noch nicht gelungen ist, zu dem längst bekannten Weibchen ein zugehöriges Männchen zu fangen oder zu erziehen. Hierher rechne ich: *Dineura verna Kl., Nematus gallicola West., Blennocampa albipes Gm., Bl. ephippium Pz., Bl. fuscipennis Fall., Hoplocampa brevis Kl., Eriocampa ovata L., Er. luteola Kl.,*[1]) *Poecilotoma pulveratum Ratz.,* vielleicht auch einige *Hylotoma* und *Dolerus.* Diese Arten ergeben bei der parthenogenetischen Fortpflanzung niemals Männchen, sondern stets nur Weibchen, und ich nenne sie daher die reine Parthenogenesis (Parthénogénèse complète: André, Spec. d. Hym. I. p. 567.). II. Für fast ausschliesslich parthenogenetisch jene Arten, bei denen das Männchen eine ganz ausserordentlich seltene Erscheinung ist und in gar keinem numerischen Verhältniss zu der Zahl der oft sehr gemeinen Weibchen steht. Hierher zähle ich *Abia fasciata L., Hemichroa alni L., H. rufa Pz., Nematus varus Vill., N. appendiculatus Hrtg., N. pavidus Lep.,* und einige andere *Nematus, Emphytus melanarius Kl., Eriocampa limacina Ratz.. Macrophya punctum-album L., M. chrysura Kl.,* kaum dagegen *Strongylogaster cingulatus Fbr.,* von dem ich Männchen gefangen und zugesendet erhalten habe. Diese Arten ergeben Männchen nur in den seltensten Fällen, vielleicht nur nach einer langen Reihe von Generationen, bei denen ausschliesslich Weibchen producirt wurden. Ich nenne diese P. die gemischte Parthenogenesis (Parthénogénèse mixte ou incomplète: André p. 567.). — III. Endlich für befähigt zur parthenogenetischen Fortpflanzung ihrer Art, unter Bedingungen allerdings, die erst im Verlaufe der Zeit festgestellt werden müssen, alle nicht in die beiden Kategorien fallenden übrigen Blattwespen ausnahmslos, welchen Vorgang ich als facultative Parthenogenesis bezeichne.“ Weitere Beobachtungen müssen entscheiden, in wieweit diese Stein'schen Vermuthungen Bestätigung finden. Die Anzahl derjenigen Blattwespenarten, bei welchen eine jungfräuliche Zeugung bisher hat festgestellt werden können, ist allerdings keine geringe.[2])

---

[1]) Bereits auf p. 150 desselben Jahrgangs der Entom. Nachrichten (9. Jhg. 1883) konnte Stein selbst das Männchen von *Eriocampa luteola* bekannt machen.

[2]) Diejenigen Arten von Blattwespen, bei welchen Parthenogenese durch Beobachtung festgestellt

Das ungleiche Zahlenverhältniss beider Geschlechter oder die gänzliche Unbekanntschaft mit Weibchen, welche für Blattwespen hervorgehoben werden musste, ist schon seit längerer Zeit für eine andere Gruppe von Hymenopteren, für die Gallwespen (*Cynipidae*), festgestellt und liess hier auf ähnliche Fortpflanzungserscheinungen schliessen (Siebold, 1856. p. 137). Léon Dufour fand (1841) unter mehr als 200 Individuen der *Diplolepis gallae tinctoriae*, welche er gezogen hatte, nicht ein einziges Männchen. Nach Hartig (1843, p. 397) sind 28 Arten der Gattung *Cynips* nur im weiblichen Geschlechte bekannt. Derselbe hat unter 9—10000 Exemplaren der *Cynips divisa* und 3—4000 der *Cynips folii* kein Männchen gefunden. Bei letzterer Art, welche er acht Jahre hindurch gezüchtet hat, beobachtete er sogar, dass die Eiablage sofort nach dem Verlassen der Gallen eintrat.

---

worden ist, sind folgende. Die in ( ) beigefügten Bemerkungen bedeuten, ob die Nachkommenschaft eine rein männliche, rein weibliche oder gemischte war.

Cimbex connata Schrnk. (Siebold 1884 — ♀.)
Trichiosoma sorbi Htg. (Siebold 1884 — Larven.)
„ *lucorum* L. (Cameron 1885.)
Abia fasciata L. (Osborne 1882, 1883; Siebold 1884 — ♀ (♂); Cameron 1885; Brischke 1887.)
„ *nitens* (Cameoron 1885.)
Hylotorna berberidis Schrnk. (Siebold 1884 — ♂.)
„ *rosae* Degeer. (Stein 1881; Siebold 1884 — ♂.)
„ *ustulata* L. (Cameron 1885.)
Lophyrus pini L. (Siebold 1884 — ♂; Cameron 1885.)
Claduis pectinicornis Foucr. (Siebold 1884 — ♂.)
Trichiocampus viminalis Htg. (Siebold 1884 — ♂.)
„ *rufipes* Lep. (Cameron 1885.)
Priophorus padi L. (Siebold 1884 — ♂; Cameron 1885.)
Hemichroa rufa Pz. (Stein 1879; Fletcher 1881 — ♀.)
Nematus papillosus Rtz. (Siebold 1884 — ♂.)
„ *miliaris* Pz. (Cameron 1880; Siebold 1884 — ♂.)
„ *septentrionalis* L. (Siebold 1884 — ♂; Cameron 1885.)
„ *varus* Vill. (Fletcher 1881 — ♀; Cameron 1885.)
„ *pavidus* Lep. (Brischke 1872; Cameron 1881.)
„ *curtispinus* Thms. (Fletcher 1880; 1881.)
„ *palliatus* Thms. (Fletcher 1880; Brischke 1887.)
„ *ribesii* Scop. (Thome 1820; Kessler 1866; Claus 1866; Siebold 1871, 1884. — ♂.)
„ *salicis* L. (Fletcher 1881 — ♂.)
„ *Vallisnieri* Htg. (Adler 1881)
„ *conductus* Ruthe. (Cameron 1885.)
„ *compressicornis* F. (Cameron 1885.)
„ *conjugatus* Dhlb. (Siebold 1884 — ♂.)

Zur Erklärung dieses eigenthümlichen Verhaltens glaubte Osten-Sacken (1861) die Annahme aussprechen zu können, dass die Männchen, welche man bisher vermisst, andere Gallen erzeugen als die Weibchen, und deshalb nicht erkannt seien. Er liess diese Vermuthung aber bald fallen, da sie durch direkte Beobachtung keine Bestätigung fand, und neigte, durch die Entdeckung angeregt, welche Walsh an nordamerikanischen Gallwespen gemacht hatte, nun zu der Annahme, dass die Weibchen, zu welchen die Männchen noch nicht aufgefunden waren, als zweite Form zu anderen in beiden Geschlechtern bekannten Arten gehören. Einen solchen Dimorphismus hatte nämlich Walsh (1864) bei *Cynips aciculata* Ost.-Sack. beobachtet, welche als Weibchen zu der in beiden Geschlechtern bekannten *Cynips spongifica* Ost.-Sack. gehört und sich auf parthenogenetischem Wege fortpflanzt. Genauer wurden diese Verhältnisse alsdann von Bassett (1873) verfolgt, und zur vollständigen Klarheit durch die schönen Untersuchungen Adler's (1871 und 1881) gebracht. Durch dieselben ist für eine grössere Anzahl von Arten[1]) Parthenogenesis festgestellt und gleichzeitig

---

Nematus appendicalatus Hltg. (Cameron 1885.)
„ *coeruleocarpus* Htg. (Siebold 1884 — ♂.)
„ *ruficornis* Oliv. (Cameron 1885.)
„ *cadderensis* (Cameron 1885.)
Phyllotoma vagans Fall. (Fletcher 1881.)
„ *nemorata* Fall. (Cameron 1880.)
Strongylogaster cingulatus F. (Cameron 1880.)
Eriocampa ovata L. (Cameron 1881; Fletcher 1881.)
„ *limacina* Rtz. (Siebold 1884 — Larven.)
„ *annulipes* Klg. (Cameron 1887.)
Blennocampa nigripes Klg. (Siebold 1884 — Larven.)
Poecilosoma pulveratum Rtz. (Cameron 1878; 1881.)
Emphytus cinctus L. (Siebold 1884 — ♂.)
„ *viennensis* Schrnk. (Siebold 1884 — ♂.)
Taxonus glabratus Fall. (Cameron 1881.)

[1]) Ausschliesslich parthenogenetisch sind nach Adler:
Aphilothrix seminationis Gir.
„ *marginalis* Schlechtdl.
„ *quadrilineatus* Hart.
„ *albopunctatus* Schlechtdl.

Die folgenden sind die parthenogenesirende Generation innerhalb einer Heterogonie, sie wechseln also ab mit einer aus Männchen und Weibchen bestehenden Generation. Die letztere ist in der rechten Reihe beigefügt.

Neuroterus lenticularis Oliv.	*Spathegaster baccarum* L.
„ *laeviusculus* Schenck.	„ *albipes* Schenck.
„ *numismatis* Ol.	„ *vesicatrix* Schlechtdl.

der von Bassett bereits vermuthete Wechsel dieser Generation mit einer anderen zweigeschlechtlichen nachgewiesen worden (*Heterogonie*).

Eine besonders wichtige Rolle in der Lehre von der Parthenogenesis spielte die Hausbiene (*Apis mellifica*); denn auf sie bezogen sich im Alterthume sowohl wie in der neueren Zeit die Vermuthungen, aus welchen, wie erwähnt, allmählich jener Kenntniss ihre wissenschaftliche Begründung erwuchs. Wie verfehlt die in früherer Zeit herrschenden Ansichten über den Haushalt der Biene und über das Geschlecht der in einem Stocke vertretenen Individuen waren, wie die meisten Imker nach Dilettantenart sich sogar starrköpfig einer besseren Einsicht verschlossen, nachdem sie ihnen von dem trefflichsten der Bienenwirthe geboten war, davon überzeugt man sich am besten, wenn man den Inhalt der ersten acht Jahrgänge der Eichstädter Bienen-Zeitung durchmustert. In derselben veröffentlichte aber auch Dzierzon seine Ansichten, anfänglich in Form einer Hypothese, welcher er aber bald die Bedeutung einer Theorie beilegen konnte. Dieselbe gipfelt in den Worten, „dass die Drohneneier einer Befruchtung nicht bedürfen, die Mitwirkung der Drohnen aber schlechterdings nothwendig ist, wenn Arbeitsbienen erzeugt werden sollen.“ (I. Jhg. 1845 pag. 113.)

Nachdem diesen Behauptungen anfänglich von den verschiedensten Seiten Widersprüche entgegengestellt waren, nachdem Siebold als Vicepräsident der am 2. Juni 1852 zu Brieg abgehaltenen Versammlung der deutschen Bienenwirthe die anatomischen Verhältnisse der drei Individuen des Bienenstaates auseinandergesetzt und Dzierzon, auf seine reichen Erfahrungen gestützt, den gegen seine Theorie erhobenen Einwänden begegnet war, fand die letztere namentlich in einem einsichts-

---

Neuroterus fumipennis Hart.
„ *ostreus* Hart.
Aphilotrix radicis Fbr.
„ *Sieboldi* Hart.
„ *corticis* L.
„ *globuli* Hart.
„ *collaris* Hart.
„ *fecundatrix* Hart.
„ *callidoma* Hart.
„ *Malpighii* Adler.
„ *autumnalis* Hart.
Dryophanta scutellaris Oliv.
„ *longiventris* Hart.
„ *divisa* Hart.
Biorrhiza aptera Fbr.
„ *renum* Hart.
Spathegaster tricolor Hart.
„ *aprilinus* Gir.?
Andricus noduli Hart.
„ *testaceipes* Hart.
„ *gemmatus* Adler.
„ *inflator* Hart
„ *curvator* Hart.
„ *pilosus* Adler.
„ *cirratus* Adler.
„ *nudus* Adler.
„ *ramuli* L.
Spathegaster Taschenbergi Schlechtdl.
„ *similis* Adler.
„ *verrucosus* Schlechtdl.
Teras terminalis Fbr.
Trigonaspis megaptera Pz.

vollen und hochverdienten Bienenzüchter, dem Baron Aug. von Berlepsch auf Seebach bei Langensalza, einen warmen Vertreter, der auf das eifrigste bemüht war, neue Beweise für deren Richtigkeit beizubringen und sie in einer Reihe von „apistischen Briefen" (in den Jahrgängen 1852—54 der Bienenzeitung) zum Gemeingut aller Bienenzüchter zu machen.

Die Erfahrungen, welche der Dzierzon'schen Theorie zu Grunde liegen, sind bekanntlich kurz folgende. Die Königin wird nur einmal im Leben und zwar ausserhalb des Stockes in der Luft befruchtet; der Samen wirkt nicht, wie man früher annahm, auf den Eierstock ein, sondern gelangt in einen Samenbehälter am Ende des Leitungsweges und tritt auf die vorbeigleitenden Eier über, sobald diese in eine Weisel- oder Arbeiterzelle gelegt werden sollen; eine flügellahme Königin, die in Folge dieses Fehlers nicht begattet werden konnte, legt stets unbefruchtete, sich zu Drohnen entwickelnde Eier, eine Erfahrung, die zuweilen auch an Arbeitsbienen („Drohnenmütterchen") gemacht wird. Als empirische Beweise für die Richtigkeit der Theorie wurden (von Berlepsch) namentlich folgende beigebracht: in Folge einer Quetschung des königlichen Hinterleibes, wodurch das receptaculum seminis jedenfalls abgerissen wurde, entstand Drohnenbrütigkeit; dasselbe wurde dadurch erzielt, dass eine Königin während 36 Stunden der Temperatur eines Eiskellers ausgesetzt wurde, wodurch die Samenelemente ihre Beweglichkeit und damit ihre Befruchtungsfähigkeit einbüssten; und schliesslich sprachen mit Entschiedenheit dafür die aus der Bastardbildung deutscher und italienischer Bienen gewonnenen Erfahrungen, wonach die Drohnen immer nur nach der Mutter, Königinnen und Arbeiter nach beiden Eltern schlugen.

Trotz allen diesen sehr überzeugenden empirischen Beweisen war es hohe Zeit, dass die Vertreter der exacten Wissenschaften das Ihrige dazu beitrugen, die neue Lehre zu stützen. Siebold erkannte (1854) bei einer vom Hochzeitsfluge heimgekehrten Königin in der Scheide das männliche Copulationsglied und das receptaculum seminis mit Sperma angefüllt; Leuckart dagegen wies nach (1855), dass eine drohnenbrütige Königin unbefruchtet geblieben und dass die Parthenogenesis also eine unleugbare Thatsache ist, und schliesslich fand Siebold (1856) in den weiblichen Bieneneiern die eingedrungenen Samenkörperchen, während dieselben in den Eiern der Drohnenzellen durchgängig fehlten. Später wurde auch von Gerstäcker (1865) bei auffallend kleinen Königinnen der ägyptischen Bienenrasse, welche den Hochzeitsflug nicht ausgeführt hatten, der Mangel von Sperma nachgewiesen. Somit konnte an der Existenz einer Parthenogenesis, deren Resultat die Erzeugung

männlicher Bienen ist, nicht länger gezweifelt werden.[1]) Leuckart führte dafür (1857) die Bezeichnung Arrenotokie ein. Uebrigens ist Drohnenbrütigkeit der Königin nicht immer nur die Folge unterbliebener Begattung („primäre Drohnenbrütigkeit“ — Leuckart 1858); sie kann auch durch Verbrauch des Spermas im receptaculum, durch Lähmung der dasselbe versorgenden Ganglienknoten, durch zu geringe Beweglichkeit der Samenkörperchen u. dergl. eintreten („sekundäre Drohnenbrütigkeit.“) Drohnenbrütigkeit kann, wie erwähnt, auch durch Arbeitsbienen entstehen. Dass diese zuweilen Eier legen, ist eine seit lange (Riem im 18. Jahrhundert) bekannte Thatsache; Huber hatte auch bereits 1792 durch anatomische Zergliederung Eier im Inneren derselben nachgewiesen; doch die Bildung des Geschlechtsapparats bleibt, wie zuerst Siebold[2]) (1843) gezeigt hat, hinter dem Befunde bei einer Königin zurück: das receptaclum seminis ist zwar vorhanden, aber nur rudimentär, so dass es von Leuckart anfangs ganz übersehen wurde, die Eiröhren des Ovariums sind in viel geringerer Anzahl entwickelt (meist 5—6 jederseits, während normale Weibchen 150—180 aufzuweisen haben), und die Scheide ist so eng, dass eine Begattung vollständig unmöglich ist. Die Untersuchungen eierlegender Arbeiterinnen (durch Berlepsch 1855 und Leuckart 1858) haben denn auch den Mangel von Sperma ergeben und mithin auch für diesen Fall die jungfräuliche Zeugung ausser Zweifel gestellt. In besonders günstigen Ernährungsverhältnissen haben wir mit Leuckart den Grund

---

[1]) Von manchen Seiten freilich ist die Parthenogenesis bei der Honigbiene ebenso eifrig bekämpft worden, wie sie von ihren Anhängern vertheidigt wird. Es ist namentlich Ulivi, welcher seit 1872 in einer Menge von Aufsätzen gegen die jungfräuliche Zeugung zu Felde zieht und u. a. von „utopie del transcendentalismo germanico“ spricht und zu folgenden Resultaten gelangt: 1. La regina vien fecondata ordinariamente nell' alveare; 2. Vien fecondata più volte nel corso della sua vita; 3. Ogni uovo che nasce, sia di maschio o di femmina, fu precedentemente fecondato per l'accoppiamento dei due sessi; 4. Ogni regina che abbia la spermatofora ripiena e turgida di un liquido qualunque, non è più vergine ma fecondata; 5. Niuna femmina prolifica delle api può essere partenogenetica. — Der Mann ist Parroco und lebt im Lande der Dogmen! Aber auch von anderer Seite sind Bedenken gegen die Parthenogenesis der Bienen erhoben. Pflüger spricht noch 1881 die Ansicht aus, dass die Königin sehr wohl Sperma von anderer Form und daher bisher nicht erkannt, producire und damit auch die Eier befruchte, aus denen Männchen hervorgehen; wahre Parthenogenesis sei erst dann erwiesen, wenn ein abgelegtes Ei nachträglich durch Befruchtung mit Sperma eines Männchens ein Weibchen liefere. (p. 25—26.) Und Cameron kommt (1889) zu dem Resultate, dass die Drohnen nicht parthenogenetisch entstehen müssen, sondern auch aus befruchteten Eiern hervorgehen können und dann Merkmale des Vaters an sich tragen. — Landois wollte seiner Zeit (1867) die Abhängigkeit des Geschlechts der Bienen von der Befruchtung der Eier bestreiten, wurde aber sehr bald von Bessels (1867) widerlegt.

[2]) Siebold, C. Th. v., Ueber das receptaculum seminis der Hymenopteren-Weibchen in: Germar's Ztschr. f. Entom. 4. Bd. 1843. p. 362—388. — Müller's Arch. 1844. p. 11.

zu suchen, weshalb Arbeiterbienen zuweilen zur Ablage wohl ausgebildeter, von denen der Königin in keiner Weise abweichender Eier befähigt werden.

Uebrigens sind es nicht die Bienen allein, bei welchen diese Erscheinung beobachtet ist; etwas Aehnliches kommt auch bei anderen in Staaten lebenden Hymenopteren vor, vielleicht sogar viel regelmässiger als bei den Bienen. Schon Huber (1802) berichtet von eierlegenden Arbeitern oder, wie er sie nennt, „kleinen Weibchen" der Hummeln, deren Nachkommen stets Männchen sind, und giebt an, dass sich dieselben regelmässig in den Nestern finden.[1] Später (1858) untersuchte Leuckart mehrere *Bombus*-Arten und fand in den Arbeiter-Ovarien Eier auf den verschiedensten Stufen der Ausbildung. Dasselbe gilt nach seinen Beobachtungen auch für Wespen und Ameisen. Bei *Vespa germanica* besass die Hälfte der Arbeiter eines starken Volkes Eier und Eikeime — es scheint das namentlich im Herbste der Fall zu sein —; auch sah Leuckart einmal eine Arbeiterin derselben Wespenart ein Ei ablegen, das sich zu einer Larve entwickelte, welche aber leider nach einigen Tagen starb. Eine anatomische Untersuchung dieser Arbeiterin ergab deren Jungfräulichkeit. Uebrigens weichen bei Hummeln und Wespen die Arbeiter nach Leuckarts Beobachtungen im Baue der Geschlechtsorgane sehr wenig von den normalen Weibchen ab und sind durchaus befruchtungsfähig, mehrere Hundert, welche zergliedert wurden, erwiesen sich indessen als unbefruchtet. Die Arbeiter der Ameisen dagegen haben einen im Vergleich mit dem der normalen Weibchen noch mehr verkümmerten Geschlechtsapparat als bei den Bienen. Doch finden sich auch bei diesen, wie später auch von Denny (1848) und Lespès (1863) nachgewiesen wurde, legereife Eier in den Ovarien. Leuckart (1858) traf sie sogar in der Scheide an. Weiterhin hat Forel (1874, p. 329) den Beweis geliefert, dass aus diesen Arbeitereiern in gewissen Fällen Junge entstehen, während Dewitz (1877) in seiner Behauptung wohl zu weit geht, dass die Arbeiter regelmässig Eier legen, wofür er — um den Unterschied im Vergleich zu den Bienen verständlich zu machen — als Grund angiebt, dass die Mehrzahl der Ameisen im Herbste abstirbt — was nach Lubbock nicht der Fall ist — so dass die von dem Weibchen allein gelegten Eier nicht ausreichen würden, um das Nest im Frühjahr zu bevölkern. So viel ist gewiss, dass eierlegende Ameisen-Arbeiter mehr oder weniger regelmässig auftreten. Auch Lubbock

[1]) Leuckart (Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis, p. 105) spricht die Vermuthung aus, dass vielleicht bei den Hummeln die Männchen ausschliesslich aus Arbeitereiern hervorgehen, eine Ansicht, die man, beiläufig bemerkt, irrtümlicherweise früher für die Bienen geltend gemacht hatte.

fand in den meisten seiner Nester einige fruchtbare Arbeiter. Derselbe hat aber auch den interessanten Nachweis geliefert, dass aus unbefruchteten Ameiseneiern stets Männchen ihren Ursprung nehmen. Dies ist ganz neuerdings (1891) auch von Wasman für fünf verschiedene Ameisenarten bestätigt. Was aber an den Beobachtungen des Letzteren besonders hervorzuheben ist: er hat durch künstliche Temperaturerhöhung in seinen Zuchtnestern die Mehrzahl der Arbeiterinnen zu parthenogenetischer Fortpflanzung veranlasst, während eine solche sonst immer nur bei einigen wenigen Individuen zur Beobachtung kommt. Nach neueren Untersuchungen ist es nicht unwahrscheinlich, dass zuweilen einzelne Arbeiter, in ähnlicher Weise wie bei den Bienen, durch besonders gute Pflege zu Ersatzweibchen herangefüttert werden. Bei *Tomognathus* vermuthet Adler (1880) regelmässige Parthenogenese der Arbeiterinnen. Wenn dies als sicher erwiesen würde, so läge hier ein Ausnahmefall von der Arrenotokie der Ameisen vor.

Bei der Hornisse hatte bereits Gundelach (1852) beobachtet, dass Arbeiter Eier legen, welche sich zu kleinen Individuen — G. kannte den Unterschied zwischen Arbeitern und Männchen nicht — entwickeln. Hiernach musste es zunächst unentschieden bleiben, ob die Parthenogenesis der übrigen geselliglebenden Hymenopteren, wie bei der Biene, eine arrenotoke sei. Auch durch die Angaben von Ormerod (1859) und Stone (1860), welche sich auf Parthenogenesis von *Vespa britannica* und *vulgaris* beziehen, konnte diese Frage nicht als erledigt angesehen werden, — es sollten in dem einen Falle aus Arbeitereiern Arbeiter und Männchen, in dem andern nur Arbeiterwespen entstanden sein. Um so überzeugender haben die mühsamen und bewunderungswürdigen Beobachtungen Siebold's (1870 und 1871) bei *Polistes gallica* eine arrenotoke Parthenogenesis nachgewiesen. Bei dieser Art unterscheiden sich auch die Arbeiterinnen im Bau der Genitalien nicht von der Königin, welch letztere blos Weibchen erzeugt, während erstere die Drohnenbrut liefern. Bei *Vespa holsatica* konnte Siebold gleichfalls eine jungfräuliche Zeugung feststellen, deren Resultat eine durchweg männliche Brut war.

Die neuesten Beobachtungen über hierhergehörige Hymenopteren beziehen sich auf eine Biene der Gattung *Halictus*, bei welcher nach Fabre (1880) aus unbefruchteten, von Weibchen gelegten Eiern eine gemischte Brut hervorgeht.

Schliesslich sei aus dieser Insektenordnung noch erwähnt, dass Parthenogenese auch bei Schlupfwespen zur Beobachtung gekommen ist, nämlich bei *Pteromalus puparum*, deren so erzeugte Nachkommen von Adler (1881) zum bei weitem grössten

Theile als Männchen erkannt wurden, und bei *Paniscus glaucopterus L.*, wo Siebold (1884) aus den Eiern jungfräulicher Mütter Weibchen erzogen hat.

Im Gegensatze zur Arrenotokie hat Siebold (1871) diejenigen Fälle der Parthenogenesis, in welcher regelmässig Weibchen erzeugt werden, *Thelytokie* genannt. Dieselbe wurde wissenschaftlich begründet zuerst bei gewissen Schmetterlingen (den Gattungen *Psyche* und *Solenobia*), welche unter dem gemeinsamen Namen der „Sackträger" zusammengefasst werden können, aber zwei ganz verschiedenen Familien (*Bombycidae* und *Tineina*) angehören. Auch für diese Thiere besitzen wir schon aus früherer Zeit (Réaumur 1738, Pallas 1767, Degeer 1771, Kühn 1775, Schiffermüller 1776, Schrank 1776 u. 1802. Scriba 1790, Reutti 1810) Angaben über Entwicklungsfähigkeit unbefruchteter Eier, welche jedoch zum grössten Theile darum nicht zuverlässig sind, weil die flügellosen Weibchen häufig für Raupen gehalten wurden, eine etwaige Begattung derselben also leicht übersehen werden konnte. So waren es denn, wie schon oben bemerkt, gerade derartige Mittheilungen, welche Siebold (1849) mit dem grössten Misstrauen aufnahm und als Gegenbeweis der Existenz einer Parthenogenesis verwerthete. Indessen eigene Untersuchungen an *Solenobia lichenella Zell.*[1]) und *triquetrella F. R.* mussten ihn zu der Ueberzeugung führen, dass diese Thiere ohne Anwesenheit von Männchen zahlreiche entwicklungsfähige Eier legten, wie es vor ihm schon Speyer (1847) und später auch Wocke (1853) und Reutti (1853) beobachtet hatten. Siebold war aber geneigt, diese Individuen für Ammen, die ganze Entwicklungsweise für einen Generationswechsel in Anspruch zu nehmen (1850), und erst als er sich von dem vollständig normalen weiblichen Baue der vermeintlichen Ammen überzeugt hatte (1851), erkannte er den in Rede stehenden Schmetterlingen eine wahre Parthenogenesis zu (1856). Drei Jahre früher hatte sich Leuckart (Art. Zeugung) bereits gegen die Annahme eines Generationswechsels bei *Solenobia* ausgesprochen. In der Folge sind diese „Schaben" noch mehrfach Gegenstand von Beobachtungen und Untersuchungen gewesen, welche stets zur Bestätigung der Jungfernzeugung führten. Leuckart konstatirte (1858) bei *Solenobia lichenella* den Mangel von Sperma im receptaculum seminis und fand an den Eiern einen Mikropyle-Apparat; er machte gleichzeitig darauf aufmerksam, dass die verschiedenen Arten der Sackträger sich in Bezug auf das häufige oder gar regelmässige Auftreten der Parthenogenesis verschieden verhalten möchten. Später wurden

---

[1]) Es hat sich übrigens durch die Zuchtversuche O. Hofmann's herausgestellt, dass *Solenobia lichenella*, von welcher man niemals Männchen angetroffen hatte, die parthenogenesirende Generation der in beiden Geschlechtern bekannten *S. pineti* Zell. ist.

namentlich von Ottmar Hofmann (1859 u. 1869) und von A. Hartmann (1871) zahlreiche Zuchten mit den genannten *Solenobien* angestellt, aus denen sich ergab, dass meist Generationen hindurch — während acht Jahren: Hartmann — immer nur Weibchen auftreten, die Männchen sogar in manchen Gegenden niemals angetroffen werden. Wenn sie vorkommen und die Begattung mit den Weibchen vollziehen, so sind die den befruchteten Eiern entstammenden Nachkommen bald ausschliesslich Weibchen (Hartmann), bald gehören sie zu ungefähr gleichen Theilen beiden Geschlechtern an. Von Siebold wurde noch einmal (1871) das Verhalten des Geschlechtsapparats kontrollirt, der bei den parthenogenesirenden Weibchen genau so gebildet ist wie bei den in Gemeinschaft mit dem anderen Geschlecht auftretenden Weibchen, und bei ersteren stets ein samenfreies receptaculum seminis nachgewiesen. Wenn somit die thelytoke Parthenogenese der *Solenobien* über jeden Zweifel erhaben ist, kann es nur ein verunglückter Versuch genannt werden, wenn Plateau (1868) das Factum der jungfräulichen Zeugung zu leugnen bestrebt ist und sich zu den prahlerischen Worten versteigt (pag. 116): „Un jour viendra, et il est peut-être plus prochain qu'on ne le pense, où ces deux mots parthénogénèse et hétérogénie disparaîtront à tout jamais de la science sérieuse". Er hat die verdiente Zurückweisung durch Breyer (1869) und Siebold (1871) erfahren.

Neben diesen *Solenobien* war es eine ächte *Psyche* — wegen ihres schneckenhausartigen Sackes als *P. helix* beschrieben — für welche zuerst Siebold (1856) eine thelytoke Parthenogenesis kennen lehrte.[1]) Gegen die Richtigkeit dieser Beobachtung konnte um so weniger irgend ein Zweifel aufkommen, als das Männchen dieser Art die längste Zeit hindurch vollständig unbekannt war. Zwar wurde mehrfach (Herrich-Schäffer, Bruand, Nylander) der Versuch gemacht, gewisse *Psychiden*-Männchen (*P. helicinella*) als zu *helix* gehörig zu erklären, aber stets ohne hinreichende Beweiskraft. Erst 1866 ist es Claus geglückt, das wirkliche Männchen von *Psyche helix* zu ziehen.[2]) Dann hat es sich freilich herausgestellt, — worauf zuerst Siebold (1871) aufmerksam gemacht hat — dass dasselbe bereits früher (1852) von Bruand[3]) ohne Ahnung der Zugehörigkeit als *P. crenulella* beschrieben worden

[1]) Von A. Hofmann (1859) ist ebenfalls die *Psyche helix* ohne Anwesenheit eines Männchens (6 Jahre hindurch) gezogen worden. — Millière (1864) berichtet über die Entwicklung unbefruchteter Eier von *Psyche helicinella,* sucht diese Erscheinung aber durch Annahme eines Hermaphroditismus zu erklären.

[2]) Später (1868) hat auch Siebold (1871. p. 132) einige Männchen aus Säcken gezogen, die er am Gardasee gesammelt hatte.

[3]) Bruand, Th., Essai monographique sur la tribu des Psychides. in: Mém. Soc. d'émulat. du Doubs. Année 1852. p. 73. (Pl. II. fig. 48a, Pl. III, fig. 48, 48′.) — Même. Besançon 1853. 4.

war. Die Bekanntschaft mit dem männlichen Thiere machte es übrigens nothwendig, für diese Art die besondere Gattung *Cochlophora* zu errichten (Siebold 1871). Jetzt reiht man die Art dem *Genus Epichnopteryx* ein.

Eine in Argentinien lebende und als Raupe durch ihren Frass in den Anpflanzungen sehr schädliche *Psychide*, *Oiketicus Kirbyi*, tritt nach den Beobachtungen von Berg (1874) zuweilen in männerlosen Generationen auf, lässt mithin eine parthenogenetische Fortpflanzung voraussetzen, während andererseits Generationen mit beiden Geschlechtern bekannt sind. Ueber eine dritte hierher gehörige Art, *Psyche apiformis*, liegt uns nur eine Notiz aus früherer Zeit (1810) vor, wonach Rossi mit Anwendung aller Vorsichtsmassregeln festgestellt haben soll, dass zuweilen unbefruchtete Weibchen fortpflanzungsfähig sind.[1])

Am längsten bekannt, aber am spätesten für Parthenogenesis in Anspruch genommen, ist die Fortpflanzung der Blattläuse (*Aphidae.*) Dieselben wurden von Leeuwenhoek (1695), dem ersten Mikroskopiker, entdeckt und zuerst in ihrer Lebensweise beobachtet. Er erkannte, dass sie lebende Junge gebären, die bald nach ihrer Geburt in dem gleichen Geschäfte fortfahren ohne begattet zu sein; ja dass überhaupt keine Männchen vorkommen. In Folge dessen nahm man, wie so häufig, seine Zuflucht zu der Annahme eines Hermaphroditismus (Leeuwenhoek, Cestonj), zumal nachdem auch Réaumur (1737) im Auffinden männlicher Individuen nicht glücklicher gewesen war. Freilich hielt Réaumur aus theoretischen Gründen an dem Vorhandensein von Männchen und an der Nothwendigkeit einer Begattung fest. Dass eine solche nicht stattfindet, davon überzeugte sich zuerst Bonnet (1745) durch isolirte Aufzucht von Blattläusen auf das bestimmteste: er sah innerhalb $2^1/_2$ Monaten neun Generationen viviparer Weibchen aufeinander folgen, ohne dass eine Spur männlichen Einflusses vorhanden gewesen wäre. (Observat. VI.) Aber bald gelang es ihm auch (bei den Eichen-Blattläusen) Männchen aufzufinden und in Copulation mit Weibchen anzutreffen. (Observat. VIII et IX; XIV.) Diese letzteren legten darauf Eier ab, die ihm im nächsten Frühjahre eine neue Generation lieferten. (Observat. XIX.) Damit war zum ersten Male eine doppelte Art der Fortpflanzung bei den Blattläusen nachgewiesen. Dass sich dieselben auf verschiedene Individuen vertheilt

---

[1]) Hierher gehören auch die gleichfalls älteren Angaben über Parthenogenesis von *Psyche viciella* S. V. und P. (*Echinopteryx*) *nitidella*, die in neuerer Zeit nicht bestätigt worden sind; nur Hering hat, nach einer schriftlichen Mittheilung an Keferstein (Stettin. Ent. Ztg. 1861. p. 444), aus unbefruchteten Eiern von seiner *Psyche Stettinensis* — einer blossen Varietät der *viciella* — Raupen gezogen.

und innerhalb eines Generationscyklus auftritt, welcher mit den aus Eiern ausschlüpfenden viviparen Formen im Frühjahr beginnt und mit männlichen und weiblichen Thieren, denen befruchtete Eier entstammen, im Herbste abschliesst, dies zuerst nachgewiesen zu haben, ist das Verdienst Degeer's (1773, T. III), welcher seine Beobachtungen namentlich an *Lachnus pini* und *Aphis rosae* angestellt hat. Dieser Forscher kam übrigens zu der Ueberzeugung, dass die geschlechtlich differenzirten Individuen bei Nichteintritt der kalten Jahreszeit ganz in Wegfall kommen würden, wie er denn die Blattläuse der Tropen für ausschliesslich vivipar ansprach. Dass er darin einen wichtigen, wenn auch vielleicht nicht den einzigen Erklärungsgrund getroffen hat, bewiesen die (1815) von Kyber angestellten Experimente. Es gelang nämlich, eine Blattlauskolonie (von *Aphis rosae*) vier Jahre lang durch mehr als 50 Generationen hindurch in ausschliesslich viviparen Individuen zu züchten, indem durch künstliche Wärme der Einfluss des Winters eliminirt wurde. Aehnliche Beobachtungen stellte später (1825) auch Duvau an, welcher u. a. innerhalb von sieben Monaten elf Generationen viviparer Blattläuse züchtete. Obwohl bereits durch Degeer (l. c. p. 27) festgestellt war, dass eierlegende und vivipare Blattläuse verschiedene Individuen sind, die ihre Rolle niemals vertauschen, sind dieser Thatsache in der Folge doch mancherlei gegentheilige Behauptungen entgegengestellt worden. So von Morren[1]) bezüglich *Aphis persicae,* von Ratzeburg[2]) bei *Aphis oblonga*, Newport[3]) bei *Aphis rosae;* und noch 1857 giebt Heyden an, dass er gesehen habe, wie die Weibchen von *Lachnus quercus* sich mit den von ihnen soeben geborenen Männchen begatteten[4])

Von der Unrichtigkeit derartiger Behauptungen musste man sich am sichersten durch eine anatomische Untersuchung der viviparen und oviparen Individuen überzeugen. Siebold wies zuerst 1839[5]) nach, dass den viviparen Blattläusen die Samen-

---

[1]) Morren, Ch. Fr. A., Mémoire sur l'émigration du Puceron du Pêcher *(Aphis persicae)* et sur les caractères et l'anatomie de cette espèce. in: Bull. Acad. roy. Bruxelles. T. 2. 1836. p. 75—104. — Ann. sc. nat. 2. Sér. T. 6. 1836. p. 65—93.

[2]) Ratzeburg, J. Th. Chr., Agenda hemipterologica. in: Stettin. Entom. Ztg. 5. Bd. 1844. p. 9—14.

[3]) Newport, G., On the generation of Aphides. in: Trans. Linn. Soc. London. Vol. 20. 1847. p. 281—283.

[4]) Diese Mittheilung zieht auch Leydig (1860) heran, um die Ansicht zu stützen, dass die viviparen Blattläuse gegen Ende des Sommers ovipar werden (p. 67).

[5]) Bereits 1833 hatte Léon Dufour (Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères. in: Mém. d. Savants étrang. à l'Acad. d. sc. Paris. T. 4. 1833. p. 232) nachgewiesen, dass die viviparen Blattläuse der accessorischen Theile, der von ihm sog. „glandes sébifiques", des Leitungsweges entbehren.

tasche fehlt,[1]) welche bei den oviparen in der gewöhnlichen Weise vorhanden ist, und dass beide Formen auch in der Ausbildung der Eiröhren von einander abweichen, weshalb dieselben bei den viviparen Individuen als „Keimstock" bezeichnet werden.

Es war nur eine weitere Consequenz, wenn Steenstrup (1842) die viviparen Blattläuse überhaupt nicht als Weibchen in Anspruch nimmt, sondern in ihnen Ammen erkennt, welche bei dem als Generationswechsel zu deutenden Entwicklungscyklus die Rolle der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch „Keime" übernehmen. Durch die Beschaffenheit dieser Keime suchte später (1849) Carus die Auffassung der Aphidenentwicklung als Generationswechsel noch fester zu begründen, indem er dieselben als eine amorphe Körnermasse im Gegensatze zur Zellennatur des Eies hinstellte und die nächsten Analogien in den Keimschläuchen der Trematoden erkannte. Die Unrichtigkeit dieser Angaben wurde aber bald erwiesen. Nach den Untersuchungen von Leydig (1850) und Burnett (1853)[2]) liegt der Entwicklung der viviparen Blattläuse genau so eine Zelle zu Grunde, wie bei den auf geschlechtlichem Wege erzeugten Formen. Dennoch aber blieb für die meisten Forscher die Entwicklung der Blattläuse ein Generationswechsel. Siebold schrieb 1856, „dass die viviparen Blattläuse keine Weibchen sind, welche sine concubitu im jungfräulichen Zustande entwicklungsfähige Eier hervorbringen, sondern geschlechtslose, mit Keimstöcken ausgestattete ammen- oder larvenartige Individuen, welche von den wirklich jungfräulichen Blattlaus-Weibchen himmelweit verschieden sind" (pag. 14.) Auch Leuckart (1858) findet es „vollständig gerechtfertigt", die Fortpflanzung der Blattläuse dem Gesetze des Generationswechsels unterzuordnen, und die viviparen Individuen als Ammen zu bezeichnen. (pag. 21.)

Bei aller Anerkennung gewisser Differenzen zwischen viviparen und oviparen Blattläusen, von denen sich die letzteren, wie nach Siebold auch von Leuckart (1858 und 1859) und Balbiani (1866) nachgewiesen wurde, eng an die normalen Insektenweibchen anschliessen, mussten die verschiedenen Beobachter doch darin übereinstimmen, was zuerst Leydig betont hatte, dass keine fundamentalen Unterschiede in der morphologischen Bedeutung von Ei und Keim nachzuweisen sind; wohl aber wurde das verschiedene Verhalten beider in Bezug auf ihre Entwicklung für bedeutend genug erachtet, einen Unterschied zwischen diesen Gebilden aufrecht

[1]) Leydig (Naturgesch. d. Daphniden. 1860. p. 67) will allerdings ein gering entwickeltes receptaculum seminis bei viviparen Aphiden aufgefunden haben.

[2]) Die Angaben Burnett's sind übrigens vielfach irrige und von denen Leydig's abweichende; indem er z. B. das Vorhandensein eines dem Ovarium entsprechenden Organs in Abrede stellt.

zu erhalten und sogar durch besondere Bezeichnungen zum Ausdruck zu bringen. Leuckart (1858) äussert sich darüber folgendermassen (pag. 20): „Beiderlei Gebilde sind allerdings als Zellen zu betrachten, die sich auf analoge Weise in einen Embryo entwickeln, aber in dem einen Falle, bei den Keimzellen, beginnt diese Entwicklung bereits ausserordentlich frühe, schon zu einer Zeit, in der das Material für den Aufbau des Embryo noch lange nicht vorhanden ist, während im anderen Falle, bei den Eiern, die Entwicklung des Embryo in einer sehr viel späteren Zeit anhebt, erst dann, nachdem dieses Material vollständig herbeigeschafft und durch Ausscheidung einer festen Hülle nach aussen abgeschlossen ist." Auf einem ähnlichen Standpunkte stehen auch Huxley (1857) und Lubbock (1857), von denen der erstere den Vorschlag macht, die Fortpflanzungskörper der viviparen Blattläuse als Pseudova, die Bildungsstätte derselben als Pseudovarien zu bezeichnen, worin ihm die meisten Forscher gefolgt sind. Damit werden diese Pseudova aber durchaus noch nicht zu ungeschlechtlichen Fortpflanzungskörpern gestempelt.[1]) Denn so verdienstvoll es auch gewesen sein mag, dass Steenstrup den Entwicklungsgang der Blattläuse als Generationswechsel auffasste, indem dadurch die sonst so wunderbar erscheinende Fortpflanzung ohne Befruchtung mit ähnlichen Vorgängen von einem gemeinsamen Standpunkte aus beurtheilt werden konnte, so drängte doch der Fortschritt unserer Kenntnisse allmählich zu einer Wiederaufnahme der früheren Anschauung, dass die viviparen Blattlaus-Individuen nicht Ammen, sondern wirkliche Weibchen sind: nicht Hermaphroditen, wofür sie nicht blos von den ältesten Beobachtern, wie schon erwähnt, sondern auch von Karl Ernst v. Baer[2]) (1828) und noch viel später (1866 u. f. Jahre) von Balbiani in Anspruch genommen sind, auch nicht Weibchen, welche unter dem Einflusse befruchteter Vorfahren eine neue Generation zu erzeugen vermögen, wofür sich Trembley[3]) (1741), Kirby u. Spence[4]) (1828), Dutrochet[5]) (1833) und Owen[6]) (1843) ausgesprochen hatten, sondern befruchtungsunfähige und zur

---

[1]) Dieser Standpunkt findet allerdings auch seine Vertreter, so u. a. in Quatrefages, Métamorphoses de l'homme et des animaux. 1862. p. 281.

[2]) Baer, K. E. v., Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. Theil. 1828. p. 152. („Vielleicht darf man annehmen, dass diese Eier ursprünglich nicht weiblicher Natur, sondern weiblich-männlich waren.")

[3]) Trembley, in einem Briefe an Bonnet (24. Jan. 1741) in des Letzteren „Considérations sur les corps organisés". Amsterdam. 1762. II. p. 103.

[4] Kirby u. Spence, An Introduction to Entomology. Vol. IV. 1828. p. 161.

[5]) Dutrochet, Henri, Observations sur les organes de la génération chez les Pucerons. in: Ann. sc. nat. T. 30. 1833. p. 204—209.

[6]) Owen, Rich., Lectures on Comparative Anatomy delivered at the Royal College of Surgeons. in 1843. London 1843. (Hunterian Lectures. Nr. 9.) p. 233—235.

Fortpflanzung der Befruchtung nicht bedürftige Weibchen. Schon 1856 hatte Filippi geäussert: „Gli Apidi vivipari sono dunque da considerarsi come vere femini vergini“ (pag. 77), und Claus (1858 u. 1864) sprach sich dahin aus: „Wir sehen in den sogenannten Aphidenammen nur zweckmässig organisirte Weibchen, in den sog. Keimzellen von den wirklichen Eiern nur graduell verschiedene Keimprodukte“ (pag. 22). Diese Auffassung fand dann auch in Gerstäcker (1867 in Bronn's Klassen und Ordnungen) einen entschiedenen Vertreter, welchem sich später (1874) auch Leuckart[1] anschloss. Was übrigens dieser Ansicht am meisten zur Stütze gereichte, waren die Beobachtungen, welche an verwandten Pflanzenläusen, zunächst an gewissen Schildläusen (*Coccidae*) gemacht wurden. Wir verdanken dieselben wiederum Leuckart (1858), welcher seine Untersuchungen an verschiedenen Arten der Gattungen *Lecanium* und *Aspidiotus*, sowie an *Coccus adonidum* anstellte.

Die männlichen, zuerst von Réaumur[2]) entdeckten und von den weiblichen Individuen beträchtlich abweichenden Schildläuse treten nur kurze Zeit im Jahre auf und sind von vielen Arten bisher überhaupt nicht bekannt geworden.[3]) Wenn man sich früher (Bärensprung)[4]) für berechtigt hielt, diesen Thieren eine einzige, durch befruchtete Eier sich fortpflanzende Generation zuzuschreiben, so hat man sich wenigstens für gewisse Arten allmählich eines Anderen überzeugen müssen. Nachdem zuerst Leydig (1854) bei *Lecanium hesperidum* der viviparen Aphidengeneration entsprechende „Ammen“ nachgewiesen zu haben glaubte, erkannte Leuckart diese Individuen bei der genannten und bei einigen anderen Formen als durchaus normale,

[1]) Leuckart war übrigens schon 1859 (p. 225 u. ff.) von seiner entschiedenen Parteinahme für die Auffassung der Aphidenentwicklung als Generationswechsel bedeutend zurückgetreten. 1874 spricht er sich folgendermassen aus: „Wie die Sachen gegenwärtig liegen, scheint es in der That am natürlichsten, die ersteren (nämlich die viviparen Blattläuse) gleichfalls für eine Art parthenogenesirender Weibchen zu halten, allerdings für Weibchen, die der eigentlichen Bestimmung dieser Thiere, der Produktion befruchteter Eier, noch mehr entfremdet sind, als es bei den gewöhnlichen Formen der parthenogenesirenden Individuen der Fall ist.“

[2]) Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. T. IV. 1738. Mém. 1 et 2.

[3]) Bärensprung, Felix v., Beobachtungen über einige einheimische Arten aus der Familie der *Coccinen*. in: D'Alton's Ztschr. f. Zool. 1. Bd. 1848. p. 166—170; 173—176.

[4]) Neuerdings berichtet Moniez (1887) von den Männchen des *Lecanium hesperidum*, die er niemals im Freien, sondern nur im Innern des Mutterthieres aufzufinden vermochte. Er nimmt infolgedessen auch an, dass hier die Befruchtung erfolge und so bei dieser Art und vielleicht auch in manchen anderen Fällen da eine Parthenogenese in Anspruch genommen werde, wo sich die Befruchtung der Eier der Beobachtung entzogen habe. — Die Wissenschaft bewegt sich oft in einem Kreisbogen und kommt manchmal nach Jahren da wieder an, wo sie schon einmal gestanden hat! Die Moniez'sche Ansicht durchgeführt, würde an Stelle der Parthenogenesis den Hermaphroditismus wieder einsetzen.

mit Samentasche versehene Weibchen. Dasselbe bestätigte (1860) Claus[1]) für *Coccus cacti*, welche sich parthenogenetisch, nicht vivipar, wie Leydig geglaubt hatte, sondern durch Eier, deren Embryo allerdings ziemlich fertig gebildet ist und bald ausschlüpft, fortpflanzen. Es versteht sich von selbst, dass Leuckart sich bei dieser Behauptung von dem Mangel der Samenelemente im receptaculum seminis überzeugt hatte und für die genannten Arten um so leichter vor einem Irrthum bewahrt wurde, als er bei *Coccus adonidum* den gegentheiligen Befund erkannte. Wenn Leuckart an seine Untersuchungen die Bemerkung knüpft: „Ob alle oder nur gewisse Arten die parthenogenetische Entwicklung besitzen, ob diese Entwicklung regelmässig bei dem unbefruchteten Weibchen stattfindet oder nur mitunter geschieht, ob vielleicht mehrere solcher jungfräulicher Generationen auf einander folgen — dies Alles sind Verhältnisse, die ich hier einstweilen noch unentschieden lassen muss" (pag. 44), so drückt er damit nicht nur den Stand der damaligen, sondern auch noch den heutigen Stand unserer Kenntnisse über die Fortpflanzung der *Cocciden* aus. Unsere obige Behauptung, dass diese letztere für die Beurtheilung der *Aphiden*-Entwicklung von Bedeutung gewesen sei, muss um so gerechtfertigter erscheinen, als sich in ganz ähnlicher Weise auch die Fortpflanzung einer kleinen Gruppe von Pflanzenläusen vollzieht, welche man mit den *Aphiden* zu vereinigen pflegte, nämlich die der Rindenläuse. Schon im Anschluss an seine Mittheilungen über die Parthenogenese der *Cocciden* konnte Leuckart die Angaben von Degeer[2]) und Kaltenbach[3]), wonach sich die Lebensgeschichte der *Chermes*-Arten aus zwei verschiedenen Generationen zusammensetzt, durch die Beobachtung erweitern, dass die (flügellosen) Individuen der (als Ei oder fertige Thiere) überwinternden Generation sich aus parthenogenesirenden Weibchen zusammensetzt. „Ich habe mich davon überzeugt" — so berichtet Leuckart bereits ein Jahr später (pag. 213) — „dass die Fortpflanzung unserer Tannenläuse in beiden Generationen auf parthenogenetischem Wege, durch spontane Entwicklung der Eier, vor sich geht." Wie es ihm nicht geglückt ist, Männchen[4])

---

[1]) Claus, C., Zur Kenntniss von *Coccus cacti*. in: Würzburger naturwiss. Ztschr. 1. Bd. 1860. p. 150—154; Sitzber. p. XVII.

[2]) Degeer, Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. T. III. p. 66.

[3]) Kaltenbach, Monographie der Pflanzenläuse. 1843. p. 193.

[4]) Irrthümlicherweise hat Ratzeburg (Forstinsekten. 3. Theil. 1844. p. 201) die kleineren Individuen der geflügelten Generation für Männchen in Anspruch genommen, später aber selbst (Waldverderber. 5. Aufl. 1860) diesen Fehler corrigirt, nachdem Leuckart darauf aufmerksam gemacht hatte. Zu meinem Bedauern ist mir dies entgangen, als ich 1882 in meinen „Verwandlungen der Thiere" die Abbildung Ratzeburg's, welche die Verlagsbuchhandlung bereits besass, mit der falschen Bezeichnung aufnahm.

von *Chermes abietis* aufzufinden, so stand man noch lange erwartungsvoll vor einer befriedigenden Lösung der Frage, giebt es deren überhaupt nicht oder treten sie nur unter ganz bestimmten und dann offenbar sehr beschränkten Verhältnissen auf? Zwar in einer späteren Abhandlung (1874) glaubte er auf das Vorhandensein einer zweigeschlechtlichen Generation schliessen zu müssen, besonders in Hinblick auf die durch Derbès und Balbiani für verwandte Formen gewonnenen Resultate, aber erst im Jahre 1887 gelang es Blochmann, die Geschlechtsgeneration der Tannenlaus nachzuweisen. Sehr bald zeigte sich übrigens, dass Blochmann trotzdem den Entwicklungscyklus dieser Art für einfacher gehalten hatte, als er wirklich ist, und so wurden gerade diese Tannenläuse in den letzten Jahren zum Gegenstande zahlreicher Beobachtungen, an denen sich ausser dem genannten Forscher vor allem Dreyfus (1889) und auch Cholodovsky (1889) mit Erfolg betheiligten. In gleicher Weise, wie für *Chermes abietis*, hat Leuckart übrigens auch für *Ch. piceae*, *laricis*[1]) und *Phylloxera* (*coccinea*) *quercus* die parthenogenetische Fortpflanzung bei den theils geflügelten (*Ch. laricis*), theils ungeflügelten Generationen nachgewiesen. Ausführlichere Beobachtungen über die Eichenlaus verdanken wir Balbiani (1873). Danach folgen sich, wie bei den Blattläusen, den ganzen Sommer hindurch Individuen von der gleichen Art, welche sich auf parthenogenetischem Wege fortpflanzen, aber nicht vivipar sind, sondern Eier legen. Die letzte aus geflügelten und flügellosen Weibchen bestehende Sommergeneration legt zweierlei verschiedene Eier, grössere, denen die Weibchen, und kleinere, denen die Männchen ihren Ursprung verdanken. Erstere legen je nur ein befruchtetes Ei, welches überwintert, um im Frühjahr die erste parthenogenetische Generation aus sich hervorgehen zu lassen.

In fast derselben Weise verläuft im grossen und ganzen auch der Entwicklungsgang bei der Reblaus (*Phylloxera vastatrix*), der uns besonders durch die Untersuchungen von Balbiani, Signoret, Riley, Lichtenstein, Dreyfus u. v. A.[2]) bekannt geworden ist. Es kann uns hier übrigens nur darauf ankommen, hervorzuheben, dass bei den genannten Gruppen von Phytophthiren die jungfräuliche Zeugung eine Rolle spielt, denn die genauere Schilderung der ausserordentlich verwickelten Generationsfolgen gehört nicht hierher, sondern in eine Darstellung der heterogenetischen

[1]) Dass *Chermes laricis* nur eine der verschiedenen Generationen ist, in welchen *Ch. abietis* auftritt, ist erst ganz neuerdings durch Dreyfus festgestellt worden.

[2]) In unserer Litteratur-Zusammenstellung ist nur ein kleiner Theil der auf *Phylloxera* bezüglichen Arbeiten aufgenommen. Wegen der bis 1880 incl. erschienenen Publikationen verweise ich auf die Zusammenstellung in meiner Bibl. zool.

Fortpflanzung als solcher. Nur das wollen wir nicht unerwähnt lassen, dass auch heutigen Tages unsere Kenntnisse über diese Vorgänge keineswegs als abgeschlossen zu betrachten sind. Je genauer die Entwicklungsverhältnisse der *Chermes-* und *Phylloxera*-Arten, namentlich durch die neuesten vortrefflichen Untersuchungen von Dreyfus, bekannt werden, um so weniger kann man sich der Annahme zuneigen, dass ein völlig befriedigender Einblick in dieselben gewonnen sei. Vor allem ist es das Auftreten der sog. Parallelreihen, auf welche schon Lichtenstein vielfach hingewiesen hatte und deren Vorkommen neuerdings besonders von Dreyfus genauer studirt wird, welches einem klaren Einblick in den gesammten Lebenscyklus dieser interessanten Thiere nicht unerhebliche Schwirigkeiten in den Weg legt. Nachträglich muss noch bemerkt werden, dass bei den sog. Gallenläusen ein Generationscyklus bekannt geworden ist — wir verdanken diese Kenntniss den Untersuchungen von Derbès (1872) an *Pemphigus terebinthi* —, welcher etwas von demjenigen der freilebenden (und mit „Honigtrompeten" versehenen) Aphiden abweicht; insofern nämlich, als hier die zweigeschlechtliche Generation im Frühjahre auftritt, und bei der viviparen Generation geflügelte und ungeflügelte Individuen nicht untermischt, sondern getrennt und unter etwas abweichenden Lebensverhältnissen auftreten.

Neuerdings hat man auch bei einigen Vertretern der Pseudo-Neuropteren parthenogenetische Fortpflanzung vermuthet, aber in der That nur vermuthet; denn etwas Sicheres ist aus den Angaben Schoch's (1884) über *Ephemerella ignita* und Eaton's[1]) (1883) über *Cloëon dipterum* nicht zu entnehmen. Der Letztere stellt seine Vermuthung nur anderen Auffassungen (von Calori und Joly) gegenüber, und Schoch beobachtete, wie eine Nymphe der genannten Art unter einem Deckgläschen Eier entleerte und spricht in Folge dessen von einer „pädogenetischen Eintagsfliege". Es wird überhaupt in unserer Zeit zu viel konstruirt und publizirt! Was helfen uns alle Muthmassungen über das Vorkommen von Parthenogenesis, wenn die direkte Beobachtung fehlt. Weil bei Musca nach den Untersuchungen Lowne's eine ähnliche Einrichtung des weiblichen Leitungweges vorzuliegen scheint wie bei *Apis* vermuthet Cheshire,[2]) es könnte vielleicht auch bei ersterer arrenotoke Parthenogenesis vorkommen! Und Stuhlmann (1886) schliesst Parthenogenesis bei Sphinx

---

[1]) Eaton, A. E., A Revisional Monograph of recent Ephemeridae or Mayflies. Part I. in: Trans. Linn. Soc. London. 2. Ser. Zool. Vol. III. Part I. 1883. p. 11.

[2]) Cheshire, Frank R., The apparatus for differentiating the sexes in Bees and Wasps. An anatomical investigation into the structure of the receptaculum seminis and adjacent parts. in: Journ. Roy. Micr. Soc. 2. Ser. Vol. 5. 1885. p. 1—15.

ligutsri und Musca vomitoria, weil sich an unbefruchteten Eiern Gebilde fanden, die er nur als Fruchtungskerne deuten konnte (pag. 143 u. 153.) Stuhlmann geht in seinen Schlussfolgerungen übrigens noch weiter. Weil er nur bei den Eiern eines einzigen Individuums am oberen Pole „zwei oder mehrere helle verschwommene Flecken", auffand die er nur als Kerne deuten konnte, — Stuhlmann hat bekanntlich nirgends Richtungskörper nachzuweisen vermocht — und die er durch parthenogenetische Furchung entstanden glaubt, so schliesst er daraus, das Parthenogenese von der Constitution des betreffenden Individuums abhängt. „Man kann nun an diesem Beispiele sehen — heisst es dann — wie bei einzelnen Individuen einer Art, die sich geschlechtlich fortpflanzt, Parthenogenese auftreten kann. Wenn diese nun für die Art günstig ist, so kann man sich denken, dass die parthenogenetisch sich fortpflanzenden Individuen im Kampf ums Dasein ganz allmählich den Sieg davon trugen und so durch Naturzüchtung die Parthenogenese bei der ganzen Art auftrat." Quod erat demonstrandum!

Nächst den Blattläusen sind es gewisse Krebse, über deren Fähigkeit, sich aus unbefruchteten Eiern zu entwickeln, wir am längsten unterrichtet sind. Wie schon Eingangs unserer historischen Uebersicht hervorgehoben wurde, hat der Regensburger Pfarrer Schäffer bereits 1755 die Parthenogenesis bei Daphniden auf das unzweideutigste erwiesen. Durch Isolation der von einem trächtigen Weibchen des „geschwänzten zackigen Wasserflohs" ausgestossenen Jungen stellte er fest, dass diese letzteren von neuem Junge in ihrer Leibeshöhle erzeugten, ein Vorgang, welchen er durch drei aufeinander folgende Generationen verfolgen konnte. Schaeffer stellte diese Thatsache auch in Parallele mit der Fortpflanzung der viviparen Blattläuse („Erdinsekten"). Jurine brachte es (1820) bei seinen in ähnlicher Weise angestellten Zuchten sogar auf sechs ohne Befruchtung auf einander folgende Generationen. Schon 15 Jahre früher hatte Ramdohr (1805) vom Juni bis September zehn Generationen nach einander gezüchtet, welche stets nur aus den gleichen Individuen bestanden. Er hielt dieselben allerdings nicht für Weibchen, sondern, wie auch Schäffer und Statius Müller[1]) gethan hatten, für Zwitter, eine Ansicht, welcher zuerst Jurine entgegentrat.

Diese Beobachtungen bezogen sich übrigens nur auf die Sommereier, welche in dem Schalenbrutraume bis zum Ausschlüpfen der Jungen getragen werden. Für dieselben ist die Parthenogenesis auch in der Folge bei allen darauf gerichteten

[1]) Statius Müller in der Uebersetzung von Linné's Systema naturae.

Untersuchungen bestätigt worden. Daneben werden aber auch Wintereier produzirt, welche durch den Besitz des sog. Sattels oder des Ephippium ausgezeichnet sind.[1]) Dieselben bedürfen, wie sich später herausgestellt hat, zur Entwicklung der Befruchtung, während sie allerdings unabhängig von letzterer ihre Entstehung nehmen können. Dass die Fortpflanzung der Daphniden durch Sommer- und Wintereier in einem mehr oder weniger regelmässigen Cyklus geschieht, gehört in das Kapitel der Heterogonie und ist in umfassender Weise behandelt von Weismann (1877—79.) Die mit den Cladoceren nahe verwandten Branchiopoden liefern gleichfalls eine Anzahl von Beispielen für die jungfräuliche Zeugung. Am längsten bekannt und zwar ebenfalls durch die Beobachtungen Schäffers (1756) ist dieselbe bei *Apus cancriformis* und *productus*. Wie bei den *Daphnien* züchtete Schäffer auch bei den „Kieferfüssen“ durch Isolirung mehrere Generationen und kam dabei zu der Ueberzeugung, dass dieselben „auch ohne Befruchtung fruchtbare Eier müssten in sich gehabt und von sich gegeben haben“ (pag. 118.) Sämmtliche von ihm untersuchte Individuen trugen Eier an sich, doch vermuthete Schäffer, in dem sehr erklärlichen Vorurtheile seiner Zeit, dass die Befruchtung zur Entwicklung nothwendig sei, befangen, es sei innerhalb einer jeden weiblichen Geschlechtsöffnung ein männliches Zeugungsglied verborgen. Diese Annahme vom Hermaphroditismus der *Apus* hat auch in der Folge verschiedene Vertreter gefunden: so in Pallas (1768), welcher in einer Pfütze bei Berlin 160 Individuen sämmtlich mit Eiern angetroffen hatte; in C. F. Schultze (1772), welcher über tausend Exemplare untersuchte und eine Selbstbefruchtung dieser stets Eier enthaltenden Krebse für wahrscheinlich ansah; ferner in Berthold (1830), der die sog. rothen Beutelchen[2]) als die männlichen Geschlechtsdrüsen ansprechen zu müssen meinte, und endlich in Zaddach (1841), welcher gleichfalls irrthümlicher Weise männliche Organe nachzuweisen suchte.

Es lag nahe, worauf zuerst Siebold (1856) und Leuckart (1857) hinwiesen, die Fortpflanzung der *Apus* als wahre Parthenogenesis in Anspruch zu nehmen. Im

---

[1]) Diese mit dem „Ephippium“ versehenen Wintereier sind bereits 1785 von O. Fr. Müller *(Entomostraca s. Insecta testacea)* beschrieben, und von Ramdohr (1805) wurde der Sattel ganz richtig als eine Schutzeinrichtung erkannt, während Jurine (1820) darin eine pathologische Bildung sah. Nach den Versuchen Lubbock's (1857) schien die Bildung der Wintereier durch vorausgegangene Begattung bedingt zu sein. Ramdohr hatte freilich auch bei Weibchen, welche von Männchen ferngehalten waren, die Bildung von Wintereiern beobachtet, was denn auch in der Folge seine Bestätigung gefunden hat (Weismann).

[2]) Siebold (Isis 1831. p. 429) wies nach, dass diese Gebilde nichts anderes als die durch den Tod mit Blut erfüllten Kiemenblättchen sind.

Jahre 1857 wurde zum ersten Male mit Sicherheit[1]) das Männchen von *Apus cancriformis* beschrieben durch Kozubowski, welcher dasselbe bei Krakau auffand. Wenn aus diesem Befunde von den Gegnern der Parthenogenesis der Schluss gezogen wurde, dass eine solche hier nicht vorkomme, so sollte derselbe bald hinfällig gemacht werden. Trotzdem die Entdeckung des Männchens bei *Apus cancriformis* auch von Brühl (1860) bestätigt werden konnte, und 1864 durch Lubbock auch für *A. productus* das andere Geschlecht bekannt wurde, so steht es doch fest, dass die Männchen äusserst selten und local sehr beschränkt auftreten, während die Weibchen oft zu unendlichen Mengen und weit verbreitet erscheinen. Siebold (1871) beobachtete an ein und demselben Fundorte (Gossberg bei Forchheim) den *Apus cancriformis* in acht auf einander folgenden stets männerlosen Generationen. Einmal nahm dieser Forscher sämmtliche Exemplare (5796 an Zahl) durch Ablassen des Wassers aus ihrer Pfütze heraus und fand auch nicht ein einziges Männchen. Durch Siebold ist die thelytoke Parthenogenesis bei *Apus* über jeden Zweifel erhoben worden. Später (1872) stellte Brauer fest, dass aus den befruchteten *Apus*-Eiern Männchen hervorgehen.

Die Seltenheit oder sogar die Unkenntniss der Männchen legte auch für einige andere Branchiopoden die Annahme einer parthenogenetischen Fortpflanzung nahe. Joly (1840) fand unter 3000 Exemplaren der *Artemia salina* kein Männchen[2]), er suchte dies wiederum durch Hermaphroditismus zu erklären. Gerstäcker (1867) deutete den Befund zuerst als Parthenogenesis, womit Siebold (1871) übereinstimmte, während Leydig (1851) darin einen Generationswechsel hatte erkennen wollen. Später konnte Siebold (1871) für diese Art, welche er von *Capo d'Istria* und *Cette*

[1]) Die Mittheilung von Le Conte (Descriptions of a new species of Apus. in: Amer. Journ. Sc. a. Arts. 2. Ser. Vol. 2. 1846. p. 275 oder Annals of the Lyceum Nat. Hist. New-York. Vol. 4. 1848. p. 155), nach welcher *Apus longicaudatus* sämmtlich keine Eier besassen und nur deshalb als Männchen erklärt wurden, ist für die Richtigkeit dieser Behauptung keineswegs beweiskräftig. — Nach einer anderen, auf der Breslauer Naturforscher-Versammlung 1833 von Retzius gemachten Mittheilung hat Kollar bei Wien das Männchen von *Apus cancriformis* entdeckt. Es ist darüber nie etwas Näheres bekannt geworden; ich bin in der Lage, bemerken zu können, dass ein von Kollar an Burmeister gesandtes Exemplar, welches sich noch in der Sammlung des Halle'schen zoologischen Instituts befindet, in der That ein Männchen ist.

[2]) Das Männchen von *Artemia salina* war übrigens schon längst (seit 1755) bekannt durch Schlosser (Extrait d'une lettre de M. le Doct. Schlosser, concernant un Insecte peu connu [Limington en Hampscire le 7 Oct. 1755] in: Gautier, Observations périodiques sur la physique, l'hist. nat. et les beaux arts. Paris 1756. — cfr. auch Hamburger Mag. XVII. 1756. p. 108). Dasselbe ist dann auch von Leydig (1851) ausführlich beschrieben worden.

erhalten hatte, eine thelytoke Parthenogenesis mit Sicherheit nachweisen. Auch bei anderen *Artemia*-Arten sind Männchen sehr selten oder überhaupt noch nicht bekannt, so dass für dieselben mit grosser Wahrscheinlichkeit ein ähnliches Verhalten wie bei *A. salina* angenommen werden darf. Es handelt sich dabei namentlich um *A. Milhausenii,* welche von Fischer v. Waldheim[1]), Rathke[2]) und Seb. Fischer[3]) in ausschliesslich weiblichen Generationen beobachtet worden ist.

Als dritte hierher gehörige Form, bei welcher eine parthenogenetische Fortpflanzung zweifellos ist, muss *Limnadia Hermanni* gelten, von welcher die Männchen[4]) bis heute noch nicht bekannt sind. Dieselbe wurde genauer zuerst von Brongniart (1820) untersucht; unter nahe an 100 bei Fontainebleau gesammelten Individuen fand sich kein Männchen. Ebenso waren mehrere tausend Exemplare, welche Lereboullet (1850) bei Strassburg musterte, ausschliesslich weiblich, wovon sich auch Siebold (1871) durch Autopsie zu überzeugen Gelegenheit hatte.

Sehr viel später als bei den *Phyllopoden,* nämlich erst 1880, wurde fast gleichzeitig von Weismann und Wilh. Müller auch für die *Ostracoden* eine parthenogenetische Fortpflanzung festgestellt, und nach später fortgesetzetzten Beobachtungen des erstgenannten Forschers gelang es, von einer Art, *Cypris reptans,* vierzig Generationen hindurch reine Parthenogenesis nachzuweisen. (1891, pag. 170). Ehe wir den Typus der *Arthropoden* verlassen, sei noch erwähnt, dass auch bei einigen anderen Vertretern desselben, die bisher nicht erwähnt wurden, Parthenogenese beobachtet oder wenigstens vermuthet worden ist. So wird sie bei einigen Copepoden von *Aurivillius* (1886) als möglich erachtet, für einen Tausendfuss (*Geophilus proximus*) von Sograff (1882) aus dem leer befundenen receptaculum seminis geschlossen und aus letzterem Grunde von Henking (1883) auch bei *Trombidium fuliginosum.* Henking hatte beobachtet, dass einige Weibchen dieser Milbe sich ihrer sämmtlichen Eivorräthe entledigt hatten, aber nach vier bis sechs Wochen abermals entwicklungsfähige Eier legten, und dabei kein Sperma mehr in der Samentasche enthielten. Für gewisse

---

[1]) Fischer v. Waldheim, Notice sur une espèce de Branchipus. in: Bull. Soc. d. Natural. d. Moscou. T. 7. 1834. p. 452.

[2]) Rathke, Heinr., Zur Fauna der Krym. in: Mém. Acad. imp. St. Pétersbourg. T. 3. 1836. p. 105.

[3]) Fischer, Seb., in: Middendorf's Reise. Zoologie. Branchiopoda u. Entomostraca. p. 9. Tab. VII. fig. 29, 30.

[4]) Für eine australische Art, *Limnadia Stanleyana,* hat 1872 Claus das Männchen nachgewiesen. (Ueber den Körperbau einer australischen *Limnadia* und über das Männchen derselben, in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIII. 1872. p. 355.) — Die nach verschiedenen Autoren angeblich zu *Limnadia Hermanni* gehörigen Männchen sind anderen Gattungen zuzuweisen. (cfr. Siebold, Beiträge zur Parthenogenesis. 1871. p. 210 u. ff.)

Milben war übrigens schon früher (1882) eine Parthenogenese und auch Pädogenese mitgetheilt worden durch Berlese. Derselbe will sie bei *Gamasiden* beobachtet haben und zwar unter Verhältnissen, welche auf eine grosse Formenverschiedenheit der zu einer Art gehörigen Glieder schliessen lassen. Es sollen nämlich bei ein und derselben Art neben den normal zweigeschlechtlichen Individuen auch solche vorkommen, die sich ohne Männchen und sogar schon im Larvenstadium fortpflanzen. Diese Beobachtungen bedürfen jedenfalls noch der Bestätigung.

Alle bis hierher in Betracht gezogenen Fälle von Parthenogenesis sind bei Gliederfüssler festgestellt worden, und ausser diesem Thierkreise sind auch nur vereinzelte Formen bekannt geworden, welche sich auf die gleiche Weise fortzupflanzen vermögen.

Nach den Untersuchungen von Cohn (1856 und 1858) war es wahrscheinlich geworden, dass bei den *Rotiferen* eine Parthenogenesis vorkommt, indem die Sommereier[1]) meist ohne vorausgegangene Befruchtung zur Entwicklung gelangen sollen. Anfangs deutete Cohn seine Beobachtungen über das seltene und nur zu bestimmten Zeiten bemerkbare Auftreten der Männchen im Sinne eines Generationswechsels und sprach die Sommereier erzeugenden Rotiferen für Ammen, ihre Produckte für Keime an. Umgekehrt hielt Huxley (1857) die Wintereier für geschlechtlose knospenartige Keime, während er für die Sommereier die Nothwendigkeit der Befruchtung postulirte.[2]) Da Cohn von vornherein zwischen der Entwicklung und Organisation von Ammen und Weibchen durchaus keinen Unterschied auffinden konnte, so lag es für ihn nach Bekanntschaft mit der Siebold'schen Schrift über die Parthenogenesis sehr nahe, die letztere Fortpflanzungsweise auch für die sog. Ammen der Räderthierchen anzunehmen (1858.)[3]) Die späteren Untersuchungen von Joliet (1883), Plate (1884 u. 1885) und Maupas (1889 u. 1890) haben die Parthenogenesis bei den Räderthieren bestätigt. Nach Plate soll die Bildung der beiden verschiedenen Eiarten von der Befruchtung oder deren Ausbleiben unabhängig sein, während Maupas der Annahme Cohn's zum Rechte verhilft, dass die Wintereier der Befruchtung bedürfen. Diesem ausgezeichneten französischen Forscher ist bei verschiedenen Räderthier-Arten, namentlich bei *Hydatina senta,* die Aufzucht zahlreicher männerloser

[1]) Bei *Conochilus volvox* konnte für die Parthenogenese der Sommereier allerdings kein entscheidendes Moment beigebracht werden (1863).

[2]) Später hat Huxley gegenüber Cohn auf seinen Angaben nicht beharrt. (Grundzüge d. Anat. d. wirbellosen Thiere. Uebers. v. J. W. Spengel. Leipz. 1878. p. 170.)

[3]) Dies war übrigens bereits von Leuckart (1856) in den Nachträgen und Berichtigungen zu v. d. Hoeven's Zoologie (Holländische Uebersetzung p. 117) und in seiner Schrift über den Generationswechsel und die Parthenogenesis geschehen.

Generationen, im ausgiebigsten Falle 45 solcher, geglückt. Von Weismann und Ischikawa ist durch die Beobachtung nur eines Richtungskörpers bei *Callidina bidens* die parthenogenetische Fortpflanzung ebenfalls wahrscheinlich gemacht worden. Nach den neuesten von Daday (1890) herrührenden Beobachtungen an einem Räderthiere (*Asplanchna Sieboldii*) kommt hier nicht nur gelegentlich jungfräuliche Zeugung vor, sondern innerhalb eines heterogonetischen Entwicklungscyklus und unter Dimorphismus der Weibchen. Die Räderthierchen sind übrigens nicht die einzigen Vertreter des vielgestaltigen „Typus" der Würmer geblieben, bei denen die Fortpflanzung weiblicher Thiere durch unbefruchtete Eier zur Beobachtung gekommen ist. Maupas berichtet (1889), dass er *Chaetogaster diastrophus* durch 45 Generationen gezüchtet hat, ohne dass nur eine geschlechtliche dazwischen aufgetreten wäre. Schon 1878 wurde durch Whitman für eine andere Annelidenform, für *Clepsine*, auf die Möglichkeit parthenogenetischer Entwicklung hingewiesen. „Von der Zeit des Auskriechens bis zur Geschlechtsreife isolirt gehaltene Individuen produciren Eier, welche sich in der normalen Weise entwickeln (selbstbefruchtet oder parthenogenetisch.)" In einer ausführlicheren Arbeit über die Entwicklung dieser Hirudinee neigt unser Forscher allerdings mehr zu der Annahme hin, dass es sich um eine Selbstbefruchtung handeln möge. (pag. 9.)

Auch unter den *Echinodermen* ist Parthenogenese festgestellt worden und zwar zuerst (1876) durch Greeff, welcher einzelne Eier von *Asteracanthion rubens* ohne Befruchtung sich entwickeln sah und sogar schneller als unter normalen Verhältnissen.[1]) Jahrelang blieben diese Beobachtungen isolirt, denn weder Hertwig noch Fol gelang es, dieselben zu wiederholen. Aber neuerdings (1890) hat der erstere dieser beiden Zoologen in Triest jene Untersuchungen mit besserem Erfolge wieder aufgenommen, und bei *Asterias glacialis* und *Asteropecten* die Entwicklung unbefruchteter Eier beobachtet. Dieselbe schreitet übrigens nur bis zum Blastula-Stadium fort. Dadurch werden wir auch noch an einige andere Fälle erinnert, in welchen parthenogenetische Entwicklung keineswegs bis zur Ausbildung eines geschlechtsreifen Thieres führt. Wie schon bei früherer Gelegenheit bemerkt wurde, machen die Eier mancher Schmetterlinge, wie die des Maulbeerspinners, nur die Furchung durch und sterben dann ab; und eine solche Einleitung zur Entwicklung hat sogar bei mehreren Wirbelthiereiern constatirt werden können. Schon 1853 berichtet Leuckart von einigen Beobachtungen an Froscheiern und er-

[6]) Etwas Aehnliches berichtet Pringsheim (Berlin. Monatsber. f. 1873. p. 484—485) für die ohne Befruchtung zu Stande gekommene Oospore der *Saprolegniaceen*.

wähnt dabei (pag. 958), dass auch Aehnliches von Bischoff[1]) bei einer Sau, von Vogt[2]) bei der Schneckengattung *Firola* gefunden ist. Leuckart parallelisirt auch bereits damals derartige Erscheinungen mit denjenigen, welche einige Jahre später unter die Ueberschrift Parthenogenesis gestellt wurden. Später (1872) hat Oellacher[3]) am Hühnerei einen spontanen Beginn der Furchung kennen gelernt, und Hensen[4]) fand (1869), dass das Kaninchenei in einem abgeschnürten Eileiter nicht zu Grunde geht, ohne Spuren von Theilungsvorgängen zu zeigen. Diese Beispiele sind von entschiedenem Interesse, denn sie zeigen uns, dass das thierische Ei in vielen Fällen vielleicht viel häufiger, als wir es bis hierher ahnen, dem Triebe zur Entwicklung folgt, auch ohne durch das Samenelement dazu angeregt zu sein.[5]) Dass diese Entwicklung auf einer sehr frühen Stufe bereits wieder erlöscht, ist eine Sache für sich; jedenfalls müssen wir hier den Anfang von denjenigen Erscheinungen erblicken, die in verschiedener Abstufung zur typischen Form parthenogenetischer Fortpflanzung hinleiten.

Eine besondere Form jungfräulicher Zeugung wurde 1864 durch C. E. v. Baer unter dem Namen der *Pädogenesis* in die Wissenschaft eingeführt. Dies geschah in einem amtlichen Gutachten, welches, in russischer Sprache abgefasst, für Nic. Wagner den Demidow'schen Preis in Vorschlag bringt. Der genannte Forscher hatte nämlich 1862 die Entdeckung gemacht, dass gewisse Mückenlarven fortpflanzungsfähig sind, indem sie lebende Larven in sich erzeugen und zwar, wie Wagner annahm, aus dem Fettkörper. Mit dem Freiwerden der Brut geht die Mutterlarve zu Grunde.[6]) Diese Entdeckung, welche einem alten Erfahrungssatze, wonach nur ausgebildete Thiere fortpflanzungsfähig sind, ins Gesicht schlug, erregte natürlich viel Aufsehen und mancherlei Anzweifelungen. Siebold liess sich erst nach mündlicher Mittheilung Filippi's, welcher sich in Kasan von dem Sachverhalt

[1]) Bischoff, Th. Ludw. Wilh., Recherches sur la maturation et la chute périodique de l'oeuf de l'homme et des mammifères. (Avec 6 Pl.) in: Ann. Sc. nat. 3. Sér. Zool. T. 2. 1844. (p. 104—162) p. 135.

[2]) Vogt, Carl, Bilder aus dem Thierleben. 1852. p. 216—218.

[3]) Oellacher, in: Ztschr. f. wiss. Zool. 26. Bd. 1872. p. 181—234.

[4]) Hensen in: Medic. Centralblatt. 7. Jhg. 1869. p. 403—404.

[5]) Carl Vogt (l. c p. 218) braucht einen Vergleich, den wir hier wiedergeben möchten: „Ein befruchtetes Ei verhält sich zu einem unbefruchteten Ei wie der Pendel einer aufgezogenen Uhr zu einem einfachen Pendel, letzterer schwingt allmählich aus, während ersterer durch die Feder in Bewegung erhalten wird."

[6]) C. G. Carus (Leopoldina. V. 1865/66. p. 95) spricht sein Bedenken aus über die Zerstörung des mütterlichen Organismus beim Freiwerden der Brut und vermuthet einen (bisher übersehenen) Ausführungsgang.

selbst überzeugt hatte, dazu bestimmen, eine darauf bezügliche Abhandlung Wagner's in seiner Zeitschrift (1863) abzudrucken. Der erste, welcher öffentlich für Wagner eintrat, war C. E. v. Baer im Bulletin der Petersburger Akademie (1863), worin er nach eigenen Untersuchungen — das Material dazu war ihm aus Kasan zugesandt worden — die Richtigkeit der Wagner'schen Entdeckung bestätigen konnte. Aber auch von anderer Seite bekam die neue Lehre neue Stützen: zuerst durch Meinert (1864) in Kopenhagen, welcher dieselbe *Cecidomyien*-Art, wie Wagner, vor sich gehabt zu haben meint und dafür den Namen *Miastor metraloas* in Vorschlag bringt; sodann in demselben Jahre noch durch Pagenstecher, welcher seine Untersuchungen an einer anderen, in Pressrückständen von Runkelrüben gefundenen, aber nicht näher bestimmten *Cecidomyien*-Art angestellt hat. In einem wichtigen Punkte weicht letzterer von Wagner ab, indem er nämlich als Bildungsstätte der jungen Brut nicht den Fettkörper, sondern wirkliche Eier, welche er an verschiedenen Stellen des Leibes aufgefunden hat, in Anspruch nimmt. Diese Beobachtungen sind dann auch an einer anderen Art durch Ganin[1]) (1865) bestätigt und erweitert, indem derselbe einen parigen Eierstock als Organ für die Ausbildung der Larvenbrut nachwies. Dasselbe geschah in der gleichen Zeit durch Leuckart[2]) in Giessen, nur dass hier statt von einem „Eierstocke“ von Keimstöcken gesprochen wird. Dieselben zerfallen in eine Anzahl frei in der Leibeshöhle liegende Ballen, in welchen das morphologische Aequivalent eines Keimfaches aus den Eiröhren der weiblichen Insekten zu erkennen ist.

Schliesslich wurde eine Pädogenesis durch Grimm (1870) auch bei einer *Chironomus*-Art beobachtet. Hier ist es aber nicht die Larve, welche sich fortpflanzt, sondern die Puppe und nicht durch Lebendiggebären von Larven, sondern durch Eier, welche in eine gallertartige Masse eingebettet aus besonderen Oeffnungen des vorletzten Bauchsegments abgelegt werden. Grimm fand auch, dass die der ausgebildeten Mücke vor der Befruchtung entnommenen Eier entwicklungsfähig sind. Ganz neuerdings (1885) ist dieselbe Mückengattung (*Chironomus Grimmii*) Gegenstand der Untersuchung für Anton Schneider gewesen. Danach ist es nicht die

---

[1]) Die zuerst russisch veröffentlichten Mittheilungen Ganin's sind von C. E. v. Baer in einem sehr genauen Auszuge im Bulletin der Petersburger Akademie einem grösseren Leserkreise zugänglich gemacht, worauf auch Ganin selbst einen deutsch geschriebenen Aufsatz in der Zeitschrift f. wiss. Zool. veröffentlichte (1865).

[2]) Metschnikow, welcher damals bei Leuckart arbeitete, hat die hauptsächlichsten Resultate der Untersuchungen brieflich nach Russland mitgetheilt, wo sie durch Kessler zum Abdruck gelangt sind in der russischen Zeitschrift Naturalist 1865. Nr. 8.

Puppe, sondern die derselben entschlüpfte Imago,[1]) welche sich durch unbefruchtete Eier fortpflanzt. Wenn wir dies Resultat mit der eben mitgetheilten Beobachtung Grimm's vergleichen, so kommen wir vielleicht zu der Ueberzeugung, dass der Puppe wie der Imago die gleiche Fortpflanzungsfähigkeit eigen ist, und wir würden dann einen direkten Uebergang der Pädogenesis in die Parthenogenesis vor uns haben — oder wohl richtiger das umgekehrte Verhältniss, indem wir annehmen möchten, dass die ursprünglich von fertigen Thieren erworbene Fähigkeit der Fortpflanzung durch unbefruchtete Eier sich allmählich auf ein früheres Entwicklungsstadium übertragen hat. Von diesem Gesichtspunkte lässt es sich auch verstehen, wie Grobben (1879) dargelegt hat, dass bei manchen parthenogenetisch sich entwickelnden Thieren eine ausserordentlich frühzeitige Anlage der Geschlechtsorgane während der Embryonalentwicklung zur Beobachtung kommt. Dies ist von Metschnikoff[2]) bei *Aphis* und *Miastor*, von Grobben bei *Moina* festgestellt, bei welch letzterer Art bereits im fünften Furchungsstadium eine Differenzirung der Genitalanlage eintritt. Auf dieser Tendenz, die Geschlechtsorgane sehr frühzeitig zur Ausbildung zu bringen, beruht es auch, dass bei *Aphis* noch während des Embryonallebens die Entwicklung der Enkel-Generation eingeleitet wird, dass bei *Evadne*, wie Claus gefunden hat, die Embryonen „schon vor der Geburt trächtig" sind, und dass bei *Gyrodactylus* mehrere Generationen in einander eingeschachtelt sind. Die Fortpflanzungsfähigkeit von Larven ist nur ein weiterer Schritt auf diesem Wege der frühzeitigen Emancipation der Geschlechtszellen und damit die Pädogenese eine Consequenz des nach Erlangung der Parthenogenesis vererbten Bestrebens, die Eier frühzeitig zur Reife zu bringen.

Wie die Entwicklung der Blattläuse früher als Generationswechsel angesehen wurde, und erst nach Kenntniss der gleichen Vorgänge bei verwandten Pflanzenläusen in einem anderen Lichte erschien, so hat sich endlich auch für den Entwicklungsgang der digenetischen Trematoden in neuester Zeit eine andere Auffassung geltend gemacht. Auch hierin erkannte man bekanntlich seit Steenstrup[4]) einen Generations-

---

[1]) Wegen der Seltenheit der Männchen vermuthet Beijerink (1885) auch bei einer anderen Mückenart *(Cecidomya poae)* Parthenogenesis.

[2]) Mecznikoff, Elias, Embryologische Studien an Insekten, in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI. Hft. 4. 1866. p. 389—500.

[3]) Claus, C., Zur Kenntniss des Baues und der Organisation der Polyphemiden in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 37. Bd. 1877.

[4]) Ueber die historische Entwicklung unserer Kenntnisse von der Trematoden-Entwicklung vor Steenstrup gibt Leuckart (Menschliche Parasiten. 1. Bd. 1863. p. 488 u. ff. — 2. Aufl. 1886. p. 78 u. ff.) ausführliche Mittheilungen.

wechsel und nannte die Ammengeneration je nach der Beschaffenheit der inneren Organe *Sporocysten* oder *Redien*, die Gebilde aber, aus welchen sich innerhalb derselben eine neue Brut, die der *Cercarien*, entwickelt, ebenso wie die Fortpflanzungskörper der Blattläuse „Keimkörner“ oder „Keimzellen“.

„Die Keimkörner sind, gleich den Eiern, isolirte Massenaggregate“ — so schreibt 1853 Leuckart in seinem Artikel „Zeugung“ (pag. 966) — „die im Innern des mütterlichen Körpers gebildet werden oder in ein neues Thier sich umwandeln.“ Und von denjenigen der *Trematoden* — damals wurden die *Aphiden* bekanntlich noch unter demselben Gesichtspunkte betrachtet — heisst es dann, dass sie als einfache Zellen erscheinen, die sich ohne Unterbrechung durch eine fortlaufende Reihe von Veränderungen in das neue Thier umwandeln. „Die ersten Schritte dieser weiteren Entwicklung manifestiren sich, wie in den befruchteten Eiern, durch die Bildung der Embryonalzellen.“ Und in einer Anmerkung wird noch besonders auf die Uebereinstimmung dieser Entwicklungsvorgänge mit dem Furchungsprozess des befruchteten Eies hingewiesen und die einzige Verschiedenheit darin erkannt, dass in den Eiern die Bildung der Embryonalzellen erst nach der Einwirkung der Samenkörperchen, zu einer Zeit, in der dieselben schon alles Bildungsmaterial enthalten, beginnt, während bei den Keimzellen, die keiner Befruchtung bedürfen, die Production der Embryonalzellen parallel mit der Vergrösserung des Bildungsmaterials geht. Auf dieselben Differenzen macht Leuckart auch später noch (1858) aufmerksam und hält sie für ausreichend, um die Entwicklung der *Aphiden* nach wie vor als Generationswechsel in Anspruch zu nehmen.[1]) Was uns hier besonders interessirt, ist der Hinweis auf die nahen Beziehungen in der Entwicklung dieser Insekten mit den *Trematoden*. Leuckart fährt (l. c. pag. 21) folgendermassen fort: „Die hier hervorgehobenen Eigenthümlichkeiten der von den viviparen *Aphiden* producirten Keimzellen sind nun aber genau dieselben, die wir als charakteristisch für eine gewisse Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzungsprodukte, die Sporen oder Keimkörner zu betrachten pflegen. Auf dieselbe Weise, wie die jungen *Aphiden* in der Keimröhre ihrer Mutter, entstehen auch die jungen *Trematoden* in der Leibeshöhle der sog. *Sporocysten* oder *Redien* durch Entwicklung einer ursprünglich einfachen Zelle; mit demselben Recht, mit dem wir diesen letzten Vorgang als eine ungeschlechtliche Vermehrung betrachten und von der geschlechtlichen, durch Eier vermittelten Fortpflanzung unterscheiden,

[1]) Dass er später nach dem Vorgange anderer Forscher, namentlich von Claus, von dieser Auffassung zurückgekommen ist, haben wir früher hervorzuheben Gelegenheit gehabt.

mit ganz demselben Recht dürfen wir auch die Entwickelung der Embryonen in den Keimstöcken der viviparen *Aphiden* in solcher Weise auffassen."

Ich habe diese Ausführung Leuckart's darum wörtlich angezogen, weil es danach fast unbegreiflich erscheint, dass man so lange Zeit hindurch gezögert hat, die *Trematoden*-Entwicklung als etwas anderes denn einen Generationswechsel anzusehen. Nachdem man in der Fortpflanzung der *Aphiden* eine Parthenogenesis erkannt hatte und nachdem die eigenthümlichen Vorgänge der Pädogenese ausser Zweifel gestellt waren, hätte es doch wahrlich nahe gelegen, den obigen Schlusssatz Leuckart's umzukehren und zu sagen, mit demselben Rechte, mit dem wir die viviparen *Aphiden* als parthenogenesirende Weibchen betrachten und von den durch befruchtete Eier erzeugten dem Wesen nach nicht unterscheiden, mit ganz demselben Rechte dürfen wir auch in der Entstehung der *Cercarien* fernerhin keine ungeschlechtliche Fortpflanzung mehr erkennen. Statt dessen hat man sich nach wie vor mit dem nichtssagenden Worte „Keimkörner", in denen man vielfach eine innere Knospung[1]) erkennen zu müssen glaubte, herumgequält und die Fortpflanzung dieser Saugwürmer als Generationswechsel gedeutet; ja man hat völlig vergessen, dass Leuckart bereits 1853 die Einzelligkeit der Gebilde, aus welchen die *Cercarien* hervorgehen, betont hat. Er selbst nimmt später (1863) in seinem bekannten Parasitenwerke eine etwas schüchterne Stellung zu der Frage nach der Abstammung der „Keimballen" ein[2]). Er ist zwar davon überzeugt, dass dieselben von Zellen der peripherischen Körperwand der *Sporocysten* abstammen, glaubt auch gesehen zu haben, dass sich diese Zellen nicht erst dann aus der Continuität der benachbarten ablösen, wenn sie zu „Zellenballen" herangewachsen sind — denn er fand zwischen den verschiedenen Ballen im Leibesraume auch einzelne Zellen, sie sich sowohl durch Uebergänge zu jenen Keimen verfolgen liessen als mit denjenigen der Wandung ziemlich übereinstimmten — doch er „will nur geringes Gewicht darauf legen, dass ihm die Entwicklungsgeschichte der *Cercaria armata* in letzter Instanz an Zellen anzuknüpfen schien, die sich von den peripherischen Zellen des mütterlichen Körpers kaum direkt ableiten liessen." Haeckel (1866) rechnet die *Cercarien*-Entwicklung zur „fortschreitenden Keimknospenbildung" (pag. 58), bei welcher ein „Plastidencomplex" der Ausgangspunkt der Entwicklung ist. Gegen diese Auffassung tritt bereits (1875) H. Nitsche auf, weil die *Cercarien*-Entwicklung „nach der Untersuchung von Guido

[1]) cfr. Huxley, Grundzüge d. Anat. d. wirbellosen Thiere (1878) p. 182.

[2]) Erst in der 2. Aufl. seines Parasitenwerkes (1. Bd. 4. Lfg. p. 121) nimmt er wieder Bezug auf seinen Artikel „Zeugung".

Wagener, Metschnikoff und mir (an *Cercaria armata* aus *Limnaeus stagnalis,* noch nicht publizirt[1]) gar nicht durch polyplastische Keime vor sich geht, sondern anknüpft an eine Zelle der Auskleidung der Leibeshöhle der Ammen." Hier wird also eine ganz neue Beobachtung hervorgehoben, während die Thatsache bereits 1853 in Wagner's Wörterbuche der Physiologie verzeichnet ist. Nitsche hatte übrigens schon damals im Grunde dieselbe Anschauung von der *Trematoden*-Entwicklung, die wir jetzt haben, trotzdem er sie, wie aus dem Worte „Amme" hervorgeht, noch als Generationswechsel anspricht. „Die Entwicklung einer *Cercarie* aus dem unbefruchteten Ei (früheren Spore) — so lesen wir da pag. 92 — geht nach genau denselben Gesetzen der Zellentheilung (Furchung) und der concentrischen Schichtenbildung vor sich, wie die Entwicklung irgend eines beliebigen anderen Thieres aus einem befruchteten Ei." Wie Nitsche die früheren Mittheilungen Leuckart's nicht in Erinnerung hatte, so scheinen auch seine eigenen, aus denen er freilich die letzten Consequenzen, so nahe sie lagen, selbst nicht zog, unbekannt geblieben zu sein. Denn es war Grobben (1879) vorbehalten das entscheidende Wort zu sprechen: „Ich glaube deshalb auch, dass die *Cercarien* in den Redien und Sporocysten aus parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern hervorgehen. — Damit hört aber der Entwicklungsgang der Trematoden auf, Generationswechsel zu sein, sondern wird zur Heterogonie gestellt werden müssen." Grobben hat diese Ansicht später (1882) wiederholt und nach eigenen Untersuchungen die Ueberzeugung gewonnen, dass bei gewissen Redien aus *Lymnaeus stagnalis* eine als Ovarium zu deutende Anhäufung grosser eierähnlicher Zellen der Entstehungsort der *Cercarien*-Keime ist. Nicht anders steht nun auch oder richtiger auch wieder Leuckart (1881)[2] der Sache gegenüber, als er von der Entwicklung des Leberegels handelt und dabei die von ihm als geschlechtsreif gewordene *Trematoden*-Larven aufgefassten *Orthonectiden* in Parallele zieht. „In überzeugender Weise — so heisst es da — belehrt uns diese Zusammenstellung der *Orthonectiden* mit *Distomumembryonen* weiter aber davon, dass die Keimzellen der letzteren nur mit Unrecht als Gebilde betrachtet werden, welche prinzipiell von den weiblichen Geschlechtsproducten verschieden sind. Wenn wir sie trotzdem nach wie vor von letzteren unterscheiden, dann geschieht dies mehr aus Opportunitäts-

[1]) Nie publicirt.

[2]) Man vergleiche auch die Darstellung, welche Leuckart in der 2. Aufl. seines Parasitenwerkes (1889) von der Entstehung der Cercarien und Redien in den Sporocysten gibt (p. 121 u. ff.) — Für Leuckart bleibt übrigens die gesammte Trematoden-Entwickelung ein Generationswechsel im gewöhnlichen Sinne des Wortes (ebd. p. 172).

gründen, als in der Absicht, sie damit als morphologisch selbständige Bildungen zu kennzeichnen" (pag 96.) Damit stimmen denn auch die Resultate überein, zu welchen W. Schwarze (1885) bei seinen Untersuchungen der postembryonalen Entwicklung der Trematoden gelangt ist, indem er als Entwicklungsstätte der *Cercarien* ein „Keimlager" auffand (pag. 48) und eine Homologie in der Ausbildung der ersteren mit der Entwicklung des Embryo nachweisen konnte (pag. 63.) Wir haben es also auch bei den *Trematoden*, wie es früher schon für die Pflanzenläuse anerkannt werden musste, mit einer auf dem Wege der Parthenogenesis, oder genauer gesagt Pädogenesis, sich fortpflanzenden Zwischengeneration zu thun und müssen den ganzen Entwicklungscyklus dieser Würmer als *Heterogonie*[1]) bezeichnen, wenn wir es nicht vorziehen wollen, wie es Leuckart in seinen Vorlesungen zu thun pflegt, diesen Namen auf den Wechsel zweier, je aus befruchteten Eiern hervorgehenden Generationen zu beschränken, und für den Wechsel einer zweigeschlechtlichen mit einer parthenogenesirenden Generation die besondere Bezeichnung der *Alloiogenesis* einzuführen.

Grobben (1879) hält übrigens auch die Entstehung der eingeschachtelten Generationen bei *Gyrodactylus* für eine Parthenogenese — bestimmter ausgedrückt für eine Pädogenese, denn es würde sich um die Entwicklung von Eiern im jugendlichen Zustande handeln. Bis zu einem gewissen Grade ist eine solche Ansicht schon vor Grobben ausgesprochen; denn Nitsche (1875) sagt (pag. 89 — 90): „Auch die Bildung des Tochterindividuums von *Gyrodactylus* geht ursprünglich aus von einer Zelle, der Eizelle, während die Bildung der späteren eingeschachtelten Sprösslinge ganz einfach als ein Theilungsvorgang angesehen werden kann." Der letztere fällt in ein sehr frühes Lebensalter, nämlich in das Morulastadium und verläuft concentrisch. „Wir können diese Fortpflanzung als eine pädogenetische Fortpflanzung durch Theilung mit gleichzeitiger Einschachtelung der Individuen in einander ansehen."

Die Ausdrucksweise „pädogenetische Fortpflanzung durch Theilung" giebt mir Veranlassung zu einem Exkurse über das, was man unter Pädogenesis zu verstehen hat; denn dieser Begriff steht keineswegs so fest, wie es nach unseren bisherigen Betrachtungen scheinen könnte, sondern wird von den verschiedenen Autoren in sehr ungleicher Weise aufgefasst. Ich sagte oben: „eine besondere Form jungfräulicher Zeugung wurde 1864 durch C. E. v. Baer unter dem Namen der Pädogenesis in die Wissenschaft eingeführt". Damit habe ich, streng genommen, eine

---

[1]) So ist es bereits in allen neuen Lehrbüchern der Zoologie durchgeführt (Hatschek, Boas, Claus, Hertwig).

subjektive, wenn auch durchaus nicht von mir allein vertretene Ansicht von dem, was Pädogenese sei, mit der Baer'schen Auffassung vermengt, oder anders ausgedrückt, ich habe den speziellen Fall, für welchen Baer zunächst die neue Bezeichnung einführte, charakterisirt. Denn die Baer'sche Definition lautet keineswegs „Pädogenesis ist Parthenogenesis im Jugendalter", sondern es heisst da sogar, dass die Fortpflanzung der *Cecidomyien*-Larven von Parthenogenesis auffallend verschieden sei; denn sie zeigt sich in ganz unentwickelten und gar nicht befruchtungsfähigen jungen Thieren. „Ich habe deshalb . . . vorgeschlagen, diese Vermehrungsform Pädogenesis zu nennen." „Vorläufig soll sie nur eine Differenz von der Parthenogenesis anzeigen, da jene das Hervorgehen eines neuen Individuums aus einem unreifen und diese aus dem nicht befruchteten Ei eines geschlechtsreifen Individuums andeutet." Wenn wir uns an diese Worte unseres grossen Forschers halten, so glaube ich, dass wir das, was derselbe mit einem besonderen Namen hat belegen wollen, von unserem heutigen Standpunkte aus in der obigen Weise definiren dürfen. Nun hat aber Baer selbst am Schlusse des Aufsatzes, welchem die angeführten Sätze entnommen sind, den Begriff der Pädogenese in der hier angedeuteten Beschränktheit aufgegeben und gesagt (pag. 305): „Wir schlagen vor, die Fortpflanzung im unreifen Zustande Pädogenesis zu nennen". Das hat Chun (1892) in seiner Arbeit über Dissogonie übersehen, wenn er sagt: „Nach meiner Ansicht haben wir uns bei Begriffsbestimmungen über Vorgänge im Zeugungsleben der Thiere in erster Linie an die Definitionen der Autoren zu halten". Wenn man dieser Meinung im allgemeinen gewiss nur beipflichten kann, so möchte ich dies in Anbetracht des gegebenen Falles lieber so ausdrücken: wir haben uns in erster Linie an diejenigen Beobachtungsfälle zu halten, durch welche die Autoren veranlasst wurden, eine besondere Bezeichnung einzuführen. Dann gelangen wir in der That zu der oben aufgestellten Definition der Pädogenesis, und ich glaube mich darin mit Chun vollständig einig zu wissen; denn seine obige Bemerkung richtet sich gerade gegen die Begriffsverwirrung, welche durch eine andere Auffassung der Pädogenese herbeigeführt ist. Den ersten Anstoss dazu hat aber — es lässt sich nicht leugnen — C. E. v. Baer selbst gegeben. Denn man darf nicht etwa meinen, dass er bei dem angeführten Vorschlage, diejenige Fortpflanzung im Auge gehabt habe, welche bei den *Cecidomyien*-Larven zur Beobachtung kommt und von welcher allein in seiner Abhandlung die Rede ist. Man könnte zu dieser Vermuthung kommen, wenn man obigen Satz ausserhalb des Zusammenhanges liest. Dort aber heisst es weiter: „Sie (die Pädogenesis nämlich) kann in sehr verschiedenen Perioden des Entwicklungsganges auftreten, und zeigt sich unter sehr

verschiedenen Formen, fängt auch entweder den Entwicklungsgang jedesmal ganz von vorn an, oder sie setzt ihn fort. Theilung, Sprossung und Keime kommen hier ebenso gut vor, wie bei solchen Organismen, denen eine geschlechtliche Zeugung fehlt, oder sehr seltene Ausnahme ist." So ist es denn sehr erklärlich, dass auch von anderer Seite unter Pädogenese ganz im allgemeinen eine Fortpflanzung im nicht abgeschlossenen individuellen Leben eines Thieres verstanden worden ist! Kein geringerer als Siebold spricht von Pädogenesis bei den *Strepsipteren* und weist dabei ausdrücklich auf die von Baer selbst vorgeschlagene Erweiterung dieses Begriffes hin. Die Weibchen der genannten Insektengruppe haben einen ganz larvenartigen Entwicklungszustand, sie werden von Siebold geradezu als Larven angesprochen, und so lag es nahe, bei ihrer Fortpflanzung an Pädogenese zu denken. Uebrigens ist Siebold auch geneigt, anzunehmen, dass bei denselben wirklich Entwicklung aus unbefruchteten Eiern vorkommt; erwiesen ist eine solche allerdings bis zum heutigen Tage nicht.

Doch Siebold ist nicht der einzige geblieben, der von Pädogenesis im Sinne der Fortpflanzung in einer frühzeitigen Lebensperiode spricht. In der vorher erwähnten Auffassung Nitsche's von der Entstehung der „Enkel" und „Urenkel" des *Gyrodactylus* handelt es sich um „pädogenetische Fortpflanzung durch Theilung". Am weitesten aber gehen die Consequenzen, welche Seidlitz (1872) daraus gezogen hat. Er stellt der Fortpflanzung im unreifen Lebensalter: Pädogenesis, die Fortpflanzung im Reifezustande als Orthogenesis gegenüber und benutzt diesen Dualismus als oberstes Eintheilungsprinzip innerhalb der vier Arten der Fortpflanzung, die als Theilung, Knospung, Sporenbildung und Eibildung (letztere beiden zusammen auch als Keimbildung) bezeichnet werden. „Baer hat die Benennung Pädogenesis auf jede Fortpflanzung vor erreichter Formvollendung angewandt." — So heisst es bei Seidlitz (pag. 7). — „Dieselbe zeigt sich einmal an Individuen, die einer individuellen Formentwicklung, einer direkten Erreichung der definitiven Formvollendung entgegensehen (Larven), dann aber auch an solchen, denen eine individuelle Entwicklung nicht weiter bevorsteht, und die daher die definitive Formvollendung der Art nicht direkt, sondern nur in ihren Kindern erreichen können (Ammen). Es scheint zweckmässig, diese beiden Fortpflanzungserscheinungen nicht unter einem Namen zu vereinigen; indem wir daher die Benennung Pädogenesis[1]) auf die ersten, die Larvenvermehrung, beschränken, mag die zweite, die Ammenerzeugung, als Trophogenesis bezeichnet

[1]) Seidlitz gebraucht demnach die Bezeichnung Pädogenesis wieder in doppeltem Sinne.

werden". So kommt es denn, dass wir innerhalb der Pädogenesis vereinigt finden die Fortpflanzungsarten von *Tubularien* (durch Theilung des Eies), von *Gyrodactylus* und von *Bryozoen* (durch Knospung am Embryo), von viviparen *Aphiden* und von *Cecidomyia*-Larven (durch Sporenbildung), vom Axolotl und Alpensalamander (durch geschlechtliche und zwar „gynäkogenetische" Fortpflanzung), von den *Chermes*-Arten (durch „pädogenetische Parthenogenesis" — müsste consequenter Weise wenigstens parthenogenetische Pädogenesis heissen). In demselben Sinne, wie Seidlitz, fasst auch Dilling (1880) die Pädogenesis auf, welche er, da er acht Jahre später darüber schreibt, durch weitere Beispiele bereichern konnte, u. a. auch durch die Beobachtungen Chun's an *Cydippe*. Dieser Forscher hat allerdings in seiner ersten Mittheilung (1879) über geschlechtsreife Larven von *Eucharis* von einer Pädogenesis gesprochen (pag. 201). In seiner ausführlichen Darstellung dieser Verhältnisse[1]) vergleicht er den Entwicklungsgang mit dem von *Ascaris nigrovenosa* und bezeichnet ihn als Heterogonie (pag. 145), und in seiner neuesten Abhandlung (1892), die unserem gemeinsamen Lehrer gewidmet ist, führt er den Namen Dissogonie ein für die „Geschlechtsreife eines und desselben Individuums in zwei verschiedenen Formzuständen, zwischen welche eine mit Rückbildung der Geschlechtsproducte verbundene Metamorphose sich einschaltet" (pag. 77). Bei dieser Gelegenheit nun ist es, wo Chun mit Recht auf den Missbrauch des Begriffes Pädogenesis hinweist. Er polemisirt dabei übrigens nicht gegen Seidlitz, sondern gegen Hamann, welcher in der Ausdehnung dieses Begriffes das Maass des denkbar Möglichen erreicht, indem er nicht nur die Erscheinungen der geschlechtlichen Frühreife hier unterbringt, sondern Organismen, welche auf einer Stufe geschlechtsreif werden, die für phylogenetisch höher stehende Wesen nur ein Durchgangsstadium vorstellt, als da sind *Archigetes*, *Echinorhynchus clavaeceps*, viele *Quallen*, *Dinophilus*, *Orthonectiden* und *Amphioxus* — geradezu als pädagenetische bezeichnet.

Es muss selbstverständlich erscheinen, dass wir so verschiedene Dinge, wie die Fortpflanzung einer *Cecidomyien*-Larve und diejenige der *Amblystoma*-Larven nicht unter derselben Kategorie vereinigen können, sofern damit ein einheitlicher Begriff verknüpft sein soll. Larven sind es zwar beide, um deren Fortpflanzung es sich hier handelt, aber gerade weil der Begriff der Larve ein ausschliesslich physiologischer ist, dem sich die denkbar heterogensten morphologischen Gebilde unterzuordnen haben, darum dürfen wir ihn nicht zum Eintheilungprincip der verschiedenen Fortpflanzungsarten verwerthen; wie man denn längst zu der Ueberzeugung gelangt ist, dass auf

[1]) Chun, C., Die Ctenopheren des Golfes von Neapel. in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. I. Monographie. 1880.

diesem Gebiete überhaupt nur vom morphologischen Standpunkte aus das Zusammengehörige vereinigt, das Verschiedenartige getrennt werden kann. Wenn wir auch heute noch von ungeschlechtlicher Fortpflanzung sprechen, so geschieht es doch in einem etwas anderen Sinne als früher, wo man auf das rein physiologische Moment der Befruchtung den Hauptwerth legte, um die höhere Form dieser beiden Arten von Fortpflanzung zu charakterisiren, und folgerichtig die Parthenogenesis eine ungeschlechtliche Vermehrung nannte. So finden wir es u. a. noch in dem vortrefflichen „Grundzügen der Anatomie der wirbellosen Thiere“ von Huxley (1878), welcher für letztere die Bezeichnung *Agamogenesis* gebraucht. Seit Claus (1859) den Nachweis geführt, dass die viviparen *Aphiden* ebenso wie die parthenogenetisch sich fortpflanzenden Individuen bei den *Cladoceren* ächte Weibchen sind, und Weismann (1878) in Uebereinstimmung mit dieser Auffassung den Ausspruch gethan hat, (pag. 162) dass „alle ächte Parthenogenese aus der geschlechtlichen Fortpflanzung abzuleiten und keineswegs eine ungeschlechtliche, vielmehr nur eine eingeschlechtliche Fortpflanzung ist,“ sollte man diesem Standpunkte ganz allgemein und in bestimmter Form Rechnung tragen. Es dürfte wohl der heutigen Auffassung am besten entsprechen, wenn wir uns über die verschiedenen Arten der Fortpflanzung etwa so auslassen. Man unterscheidet zwei (elterliche) Zeugungsarten: die ungeschlechtliche (Theilung und Knospung), bei welcher der Organismus entweder in seiner Totalität in mehrere Stücke zerfällt (*Protozoa*) oder einen Zellencomplex von sich abschnürt (*Metazoa*), und die geschlechtliche, bei welcher die Neubildung an ein einzelliges Wachsthumsprodukt des sich fortpflanzenden Individuums anknüpft. Dasselbe bedarf in den meisten Fällen der Vereinigung mit einem anderen Wachsthumsprodukte (Befruchtung)[1]), kann aber auch für sich allein die Fähigkeit besitzen, ein neues Lebewesen aus sich hervorgehen zu lassen (Parthenogenesis.) Die Parthenogenesis kann nach vollendeter Entwicklung des Individuums auftreten, wie es gewöhnlich geschieht, oder kann sich bereits in einem Stadium vollziehen, welches vor dem Abschlusse der individuellen Entwicklung liegt, in das Larvenleben fällt (Pädogenesis.)

Das Verdienst, zuerst mit aller Entschiedenheit der früheren Eintheilung der Fortpflanzungsarten nach physiologischen Gesichtspunkten vom morphologischen Stand-

---

[1]) Seidlitz nennt diese typische Fortpflanzungsart nicht eben passend Gynäkogenesis, während Nitsche (Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde. 1. Abth. 1885. p. 82) dafür den Ausdruck Gamogenesis gebraucht, der von Huxley in etwas anderem Sinne, nämlich im Gegensatze zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung (Agamogenesis) angewandt wird. Mit Haeckel würde man von Amphigonie zu sprechen haben.

punkte aus entgegengetreten zu sein, gebührt H. Nitsche (1875), dessen Mittheilungen darüber freilich fast allgemein unbekannt geblieben zu sein scheinen. Haeckel hat allerdings in seiner „Generellen Morphologie“ (2. Bd. 1866, pag. 37) in einer Note bemerkt, „es könnte passender erscheinen, die beiden Hauptformen der Tokogonie nicht als die geschlechtslose und geschlechtliche Fortpflanzung, sondern die Fortpflanzung durch Abspaltung (Fissio) und durch Absonderung (Secretio) zu unterscheiden. Für die erstere würde man als das Kriterium entweder die Theilung des Organismus in seiner Totalität oder die Ablösung eines Plastiden-Complexes hinstellen müssen, für die letztere die Ablösung einer einzelnen Plastide“, aber selbst hat er diese Auffassung nicht durchgeführt. Nitsche nennt die Fortpflanzung durch Theilung und Knospung, weil sie durch einen Complex von Zellen vermittelt wird — er schliesst die *Protozoen* von seinen Betrachtungen absichtlich aus — multicelluläre Fortpflanzung, weist darauf hin, dass die verschiedenen als „Sporenbildung“ zusammengefassten Vermehrungsarten heterogene Dinge sind, die fernerhin nicht mehr unter gemeinsamem Gesichtspunkte vereinigt bleiben hönnen, und betont, dass die geschlechtliche Fortpflanzung darin ihren Hauptcharakter besitzt, dass sie an eine Zelle anknüpft: unicelluläre Fortpflanzung. Jeder einzellige Fortpflanzungskörper, der bei seiner weiteren Entwicklung die Furchung durchmacht, ist als Ei oder Ovulum zu bezeichnen. So schliesst Nitsche sowohl die Entwicklung der *Cercarien*, was bereits früher von uns hervorgehoben wurde, wie die Fortpflanzung der *Cecidomyien*-Larven resp. der *Chironomus*-Puppe und der parthenogenesirenden Weibchen von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung aus und vereinigt sie mit der gewöhnlich ausschliesslich als geschlechtlich in Anspruch genommenen Fortpflanzung durch befruchtete Eier. Wenn wir dieses Kriterium festhalten, so brauchen wir die eingebürgerten Bezeichnungen der ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Fortpflanzung nicht aufzugeben; denn sie decken sich mit dem, mas Nitsche multi- und unicelluläre Fortpflanzung genannt hat.

Zu ähnlicher Auffassung wie Nitsche gelangt auch, ohne den letzteren anzuführen, Grobben (1879), wenn er sagt (pag. 48), dass ein Nachkomme nur auf zweierlei Art entstehen kann: 1. aus den Keimblättern der Mutter und 2. aus einer Zelle. Die Zelle kann aber nur eine Eizelle sein. Darauf hin unterscheidet er (pag. 49) die Fortpflanzung vermittelst der Keimblätter der Mutter: die ungeschlechtliche Fortpflanzung; dahin Theilung und Knospung. 2. Die Fortpflanzung mittelst einer Zelle, resp. unter Zuhilfenahme einer zweiten: die geschlechtliche Fortpflanzung; dahin die eingeschlechtliche Fortpflanzung oder Parthenogenesis und die zweigeschlechtliche Fortpflanzung. „Die Sporogonie wird wahrscheinlich ganz wegfallen.“

Unter den neueren Lehrbüchern der Zoologie findet sich der Begriff der geschlechtlichen Fortpflanzung am schärfsten im obigen Sinne gefasst in demjenigen von Boas (pag. 34), welcher den wesentlichen Charakter derselben darin erkennt, dass eine einzige Zelle sich zu einem neuen Individuum entwickelt, gewöhnlich, nachdem dieselbe mit einer anderen Zelle verschmolzen ist; während die Parthenogenesis am trefflichsten definirt wird von R. Hertwig (pag. 110): „Sie ist eine geschlechtliche Fortpflanzung, bei welcher es zu einer Rückbildung der Befruchtung gekommen ist“, und „Pädogenese ist Parthenogenesis eines jugendlichen Organismus“.

Damit wären wir zum Ausgangspunkte unserer Betrachtungen, zur Pädogonesis zurückgekehrt, und es liegt nahe, die Frage aufzuwerfen, unter welchem Gesichtspunkte man nun jene verschiedenartigen Formen von Fortpflanzung zu betrachten habe, welche von manchen Autoren neben der wirklichen Pädogenese mit dieser vereinigt worden sind. Was Seidlitz Trophogenesis nennt, gehört natürlich zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung und bedarf keiner besonderen Bezeichnung: es ist eine Fortpflanzung durch Theilung und Knospung. Die Fälle, in welcher sich frühreife Fortpflanzung zeigt, wie beim *Axolotl* und nach den neueren und neuesten Erfahrungen unter den *Cölenteraten* in ziemlich weiter Verbreitung, vielleicht auch bei gewissen Würmern (*Nereiden*), gehören unter die Kategorie der geschlechtlichen Fortpflanzung durch befruchtete Eier. Um hervorzuheben, dass diese Geschlechtsthätigkeit nicht immer erst nach vollendeter Entwicklung auftritt, sondern bereits im Jugendalter anheben kann, schlage ich vor, die Bezeichnung *Proiogonie* (von *πρωί* und *γονεία*) einzuführen. Wenn ein und dasselbe Individuum, bei welchem Proigonie zur Beobachtung kommt, nach Erreichung seiner Formvollendung sich abermals geschlechtlich fortpflanzt, so haben wir es mit dem zu thun, was Chun *Dissogonie* genannt hat. Dieselbe repräsentirt eine Form der Zeugung, bei welcher „die Formenverschiedenheit der geschlechtlich thätigen Zustände an ein und dasselbe Individuum anknüpft.“ Sehr viel bekannter und allgemeiner verbreitet sind diejenigen Fälle, wo sich die Zeugungsfähigkeit auf verschiedene in gesetzmässigem Cyklus auf einander folgende, zum Theil sehr von einander abweichende Individuen erstreckt. Da es sich dabei stets um den Wechsel mehrerer Generationen innerhalb der Lebensperiode einer Art handelt, so wird man gut thun, ganz allgemein von einem Generationswechsel (nicht im Sinne Steenstrup's) zu sprechen. Derselbe lässt nun wieder verschiedene Abstufungen[1]) erkennen: 1. Mit einer normal bisexuellen Generation wechseln eine

[1]) Weismann hat den Versuch gemacht, bei der Unterscheidung der verschiedenen Formen eines Generationscyklus von der geschlechtlichen oder ungeschlechtlichen Fortpflanzung als Eintheilungsprinzip

oder mehrere auf ungeschlechtlichem Wege (durch Knospung oder Theilung) sich fortpflanzende Generationen ab: Generationswechsel im Sinne Steenstrup's oder Metagenesis (Owen's). Die Individuen dieser beiden Generationen können als morphologische Grössen einander etwa gleichwerthig sein (Kettenindividuen und Einzelthiere bei Salpen), oder zu einander im Verhältniss eines höheren zu einem niederen Organismus stehen (Medusen und Polypen). 2. Mit einer normal bisexuellen Generation wechseln eine oder mehrere Generationen ab, die sich ebenfalls auf geschlechtlichem Wege, also durch Eier fortpflanzen: Heterogonie (Leuckart). Diese Eier bedürfen a.) der Befruchtung nicht oder können überhaupt nicht befruchtet werden, letzteres sowohl bei fertig entwickelten Thierformen wie bei Larven-Zuständen. Dadurch entstehen auch hier, wie bei der Metagenese, zwei verschiedene Rangstufen: ebenbürtige Weibchen in beiden Generationen (die Zwischengeneration ist parthenogenetisch), oder ausgebildete Weibchen einerseits und Jugendformen andererseits (die Zwischengeneration ist pädogenetisch.) Ausgebildete Weibchen[1]), welche wegen Mangels eines receptaculum siminis nicht befruchtet werden können, bilden den Uebergang zu den Eier

---

abzusehen, diese Erscheinungen vielmehr ihrem Ausgangspunkte nach in zwei grosse Gruppen zu sondern, von denen die eine als genuine Metagenese, die andere als Heterogonie bezeichnet werden könnte. „Der Ausgangspunkt für die Metagenese ist eine phyletisch ungleichwerthige Formenreihe, für die Heterogonie aber ist es eine Reihe phyletisch gleichwerthiger Formen, soweit wir heute urtheilen können, stets eine Reihe gleichgestalteter Geschlechtsgenerationen." (Saisondimorphismus. 1875. p. 59.) Er hat diesen Standpunkt auch beibehalten (Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. p. 472—476), nachdem Claus (Grundzüge d. Zoologie. 4. Aufl. 1. Bd. 1880. p. 64 Anm.) darin „eine ziemlich willkürliche und wissenschaftlich unberechtigte Determination" erkannt hatte, „durch welche genetisch Zusammengehöriges getrennt und umgekehrt Verschiedenartiges verbunden wird." Mir scheint der Hauptgrund, weshalb Weismann dem Eintheilungsprinzipe von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung abhold ist, darin zu liegen, dass er den morphologischen Unterschied, der zwischen beiden besteht, nicht genügend gewürdigt hat. Wenn er die Frage aufwirft (Daphniden p. 473), warum man die Parthenogenese der Aphidenweibchen nicht mehr für Ammenzeugung hält und diese „in gewissem Sinne doch auch ungeschlechtliche Fortpflanzung" jetzt mit zur geschlechtlichen rechne? so würde ich darauf nicht mit Weismann antworten: „wegen ungleicher Genese", sondern: weil die Aphiden sich durch einzellige Fortpflanzungskörper, durch Eier fortpflanzen. Darum ist auch der Begriff der Heterogonie durch Subsumirung der Aphidenentwicklung unter denselben keineswegs „nicht unwesentlich verändert", wie Weismann (p. 475) meint, wohl aber würde dies geschehen, wenn man mit ihm consequenterweise auch den Generationswechsel der Salpen hier unterbringen wollte, weil bei dieser die Individuen der Zwischengeneration sich durch Zellencomplexe vermehren.

[1]) Herbert Spencer (Prinzipien der Biologie. Autorisirte deutsche Ausgabe von Vetter. I. Bd 1876. p. 232) nennt die Fortpflanzung der Blattläuse *Pseudoparthenogenesis*. Derselbe gebraucht auch den Ausdruck *Heterogenesis* in einem anderen Sinne als es gewöhnlich geschieht, indem er darunter den Wechsel der Generationen in der weiteren Fassung des Begriffes versteht: dem gegenüber ist die gewöhnliche Form der Entwicklung *Homogenesis*.

producirenden Larven. b) Die Eier der Zwischengeneration bedürfen zur Entwicklung der Befruchtung: Heterogonie im engeren Sinne, der gegenüber die vorerwähnte Entwicklung mit Leuckart[1]) Alloiogonie genannt werden kann. Diese mit einander abwechselnden Geschlechtsgenerationen bestehen entweder beide aus Männchen und Weibchen oder die eine davon aus Individuen, die im allgemeinen weiblich erscheinen, aber vor den Eiern Samenelemente zur Reife bringen (*Rhabdonema, Allantonema*).[2]) Von diesem Entwicklungscyklus, dessen Generationen ausserdem durch verschiedene Lebensweise ausgezeichnet sind, indem die eine parasitisch, die andere im Freien auftritt, ist nur ein kleiner Schritt zu jenem anderen, bei welchem sich die beiden Generationen nur in der durch verschiedene Jahreszeiten bedingten Färbung unterscheiden (Saison-Dimorphismus.) Und von dieser Erscheinung wiederum werden wir unschwer zu solchen Generationsfolgen hinübergeführt, deren Individuen sich durch nichts unterscheiden als dadurch, dass von zwei innerhalb eines Jahres stattfindenden Bruten („Generationen“) die eine (auch unter dem Einflusse der Jahreszeit) eine kürzere Zeit (4 Monate) zur Vollendung braucht als die andere (8 Monate): z. B. bei *Lophyrus pini* unter den Insekten.[3])

Dieser letztere Fall, der als etwas ganz Selbstverständliches und überhaupt nicht wie ein „Generationswechsel“ erscheinen könnte, giebt uns gleichzeitig einen Hinweis darauf, wie allmählich durch äussere (und innere?) Einflüsse aus der normalen Entwickelung eines Thieres jener Wechsel verschiedengestaltiger und sich auch sonst verschieden verhaltender Generationen seine Entstehung nehmen kann.

Kehren wir nach dieser Abschweifung über die verschiedenen Zeugungsarten, welche uns zur richtigen Würdigung der Stellung der Parthenogenese zu denselben nicht ganz bedeutungslos erschien, wieder zu dieser letzteren selbst zurück. Wenn wir das Thatsächliche, was im Laufe vieler Jahre durch sorgfältige und zum Theil sehr mühsame Beobachtungen und Untersuchungen über die Parthenogenese im Thier-

---

[1]) Es ist schon oben darauf hingewiesen worden, dass Leuckart diese Bezeichnung in seinen Vorlesungen zu gebrauchen pflegt, ohne dass er in einer Publikation darüber gehandelt hätte. Wohl aber ist bereits durch einen seiner Schüler Tesmer (1889) dieser Ausdruck allgemeiner bekannt geworden. — Es braucht hier wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden, dass es sich bei dem so bezeichneten Entwicklungscyklus um etwas anderes handelt, als um das, was einst von Haeckel mit dem fast gleichen Namen *Alloiogenesis* belegt worden ist.

[2]) Wenn wir uns dächten, dass die Samenelemente nicht zur Reife kämen oder erst zu einer Zeit, in welcher sie zur Befruchtung der Eier nicht dienen könnten, die letzteren sich aber dennoch ohne Befruchtung entwickelten, so würden wir ein Beispiel fingirt haben, wie sich aus ächter Heterogonie eine Alloiogonie ausgebildet hat.

[3]) cfr. Nitsche, H., Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde. 1. Abth. 1886. p. 126.

reiche hat festgestellt werden können, noch einmal in Kürze zusammenfassen, so ist etwa Folgendes zu sagen.

Es giebt gewisse thierische Eier und nicht nur Eier gewisser Arten, sondern auch bei einer und derselben Art zu gewissen Zeiten und unter bestimmten Verhältnissen, welche fähig sind, sich ohne Einfluss eines männlichen Elementes zu entwickeln. Diese Entwicklung erstreckt sich in manchen Fällen nur bis zu den ersten Furchungsstadien (Frosch, Huhn, Säugethier) oder bis zur Ausbildung des Blastoderms (Seidenspinner) oder noch einen Schritt weiter bis zur Fertigstellung einer selbständigen Larvenform (Seesterne), während sie in anderen Fällen einen vollständigen, selbst wieder fortpflanzungsfähigen Organismus liefert. Im letzteren Falle können die Nachkommen eines unbefruchteten Eies ausschliesslich männliche (gesellig lebende Hymenopteren, gewisse Blattwespen), oder ausschliesslich weibliche Individuen sein (Krebse, Pflanzenläuse) oder endlich Vertreter von beiden Geschlechtern in den verschiedensten Zahlenverhältnissen. Mann spricht dann einerseits von *Arrenotokie,* andererseits von *Thelytokie* und könnte die dritte Möglichkeit als *Amphoterotokie* bezeichnen. Bei manchen Thieren tritt die Parthenogenesis nur ganz vereinzelt auf und unter zahlreichen Eiern desselben Weibchens nur bei einer beschränkten Anzahl: exceptionelle Parthenogenesis (Schmetterlinge, Käfer), bei anderen kommt sie regelmässig zur Beobachtung und kann als normale Parthenogenesis (Iso-Parthenogenese Hatschek's) der ersteren gegenübergestellt werden (gesellige Hymenopteren, Krebse, Räderthierchen, Pflanzenläuse). Bei *Cladoceren, Ostracoden,* auch bei den *Rotatorien* wechseln die parthenogenetischen Eier je nach der Jahreszeit mit befruchtungsbedürftigen Eiern ab und diese beiden Arten von Eiern unterscheiden sich durch die Schale, den Dotter und zuweilen auch die Art der Embryonalentwicklung. Claus spricht in solchen Fällen von unvollkommener Heterogonie jenen anderen gegenüber, wo nicht nur die Fortpflanzungskörper, sondern auch die sich fortpflanzenden Individuen verschieden sind, wo die ausschliesslich parthenogenesirenden Weibchen abwechseln mit begattungsfähigen und befruchtungsbedürftigen Weibchen, die sowohl in der Einrichtung ihres Geschlechtsapparats wie in der äusseren Körperform von jenen abweichen, zum Theil so sehr, dass man von einem Polymorphismus der Individuen sprechen muss. Diese bei den *Phytophthiren* und *Cynipiden* realisirte Form von Parthenogenesis nennt Hatschek „Hetero-Parthenogenese". Eine weitere Modifikation dieser heteromorphen Generationen wird dadurch bedingt, dass an Stelle der normalen Parthenogenese die Pädogenesis tritt, dass fortpflanzungsfähige Jugendformen („Larven") mit erwachsenen Geschlechtsthieren alternirend auftreten (*Miastor, Chironomus,*

Trematoden). Die Fälle wirklicher Parthenogenesis, welche bis jetzt zur Beobachtung gekommen sind, beziehen sich nur auf Vertreter zweier Thiertypen: *Arthropoden* und *Würmer*.[1])

Wir haben bisher ausschliesslich das Thierreich zum Gegenstand unserer Betrachtungen gemacht. Auch bei den Pflanzen kommt Parthenogenesis vor, und wenn wir es auch unterlassen müssen, mit der gleichen Ausführlichkeit auf diesen Kreis von Lebewesen einzugehen, so möchten wir sie doch nicht völlig mit Stillschweigen übergehen. Die Lehre von der Parthenogenese bei Pflanzen hat nicht minder ihre Geschichte und ist nicht unbeeinflusst geblieben von dem, was auf dem Gebiete der Zoologie über diese Form der Fortpflanzung beobachtet und geschlossen wurde. Später als für die Thiere, nämlich erst in den ersten Jahrzehnten dieses Jahrhunderts, erkannte man auch bei Pflanzen jene Zellen, durch deren Zusammenwirken die geschlechtliche Fortpflanzung eingeleitet zu werden pflegt und war in Folge dessen lange Zeit hindurch der Meinung, dass bei der „Unschuld des Pflanzenlebens" überhaupt von einer geschlechtlichen Differenzirung keine Rede sei. Man war sich zwar schon im Alterthum des Gegentheils bewusst geworden, wie die in Praxi ausgeführten Manipulationen bei der Zucht von Dattelpalmen und Feigen beweisen, es dauerte aber lange, ehe man in unserer Zeit der theoretischen Behandlung dieser Frage zu ihrem Rechte verhalf. Erst seit 1694, wo Camerarius eine befriedigende Vorstellung de sexu plantarum entwickelte, begann sich die Lehre von der Geschlechtlichkeit der Pflanzen einzubürgern, während die eigentlichen Vorgänge der Befruchtung zu erkennen einer sehr viel späteren Zeit vorbehalten blieb. Doch die Annahme, dass eine solche zur Ausbildung eines Samens notwendig sei, wurde keineswegs von allen Botanikern getheilt; die einen leugneten sie ganz und gar, die anderen wollten sie nur auf gewisse Fälle beschränkt wissen und führten eine Menge von Beispielen an, aus welchen hervorgehen sollte, dass auch ohne männlichen Einfluss reife Samen zur Ausbildung kommen. Was bis zum Jahre 1844 nach dieser Richtung in der Litteratur verzeichnet ist, hat Karl Friedrich von Gaertner in seinen „Beiträgen zur Kenntniss der Befruchtung der vollkommenen Gewächse" gesammelt und von seinem Standpunkte aus beleuchtet. Erst als die Siebold'sche Schrift über wahre Parthenogenesis erschien, wurde die Aufmerksamkeit von neuem auf jene fast vergessenen Mittheilungen gelenkt, gerade so wie auf unserem Gebiete, aber mit anderem Erfolge. Denn

[1]) Weismann (1891) „erklärt" diese Beschränkung der Parthenogenese auf diese bestimmten Gruppen damit, dass sie bei den niedrigeren Thieren nicht nöthig war, weil die Vermeidung der Amphimixis dort leichter durch Theilung und Knospung erreicht wird, während sie bei höheren Thierkreisen fehlt, weil hier keine Momente eintraten, um die Amphimixis durch eine andere Art der Fortpflanzung abzulösen.

während die Fälle von unbefruchteten und dennoch entwicklungsfähigen Eiern, welche in den Annalen der Zoologie von 1667 bis 1856 aufgezeichnet sind, in der Folge bestätigt werden konnten oder zum mindesten durch neue Beobachtungen viel von ihrer Unglaubhaftigkeit verloren, wurde die Parthenogenese bei Pflanzen von der genauen Forschung Schritt für Schritt zurückgedrängt. Wie dies im einzelnen geschah, können wir hier nicht berichten, sondern müssen uns darauf beschränken, in grossen Zügen die Veränderung des wissenschaftlichen Standpunkts auf dem Gebiete der Botanik zu kennzeichnen.

Es war Alexander Braun, welcher, durch Siebold's Schrift angeregt, noch in demselben Jahre seine Beobachtungen an jener berühmt gewordenen neuholländischen Euphorbiacee veröffentlichte, welche den Namen *Caelebogyne ilicifolia* führt und in den Kew Gardens bei London jährlich reife Samen ansetzte, ohne dass man im Stande war, männliche Blüthen an ihr aufzufinden. Aber auch einige unserer heimischen Gewächse, wie *Cannabis, Spinacia, Mercurialis* u. A. schienen das gleiche Verhalten zu zeigen und als Beweis für die Parthenogenesis dienen zu können. Neben Braun waren es Radlkofer, welcher mit Entschiedenheit für diese Auffassung eintrat, und Naudin, welcher aus seinen Beobachtungen bereits die theoretische Folgerung ableitete, dass nur diöcische Pflanzen ohne Befruchtung Samen ausbilden können. Als Gegner dagegen traten Klotzsch (1857), Schenk (1860) und namentlich E. Regel (1859) auf. Dem letzteren verdanken wir auch eine sehr sorgfältige und kritische Zusammenstellung der auf Parthenogenese bei Pflanzen bezüglichen Beobachtungen vor seiner Zeit von Spallanzani an, denen er dann seine eigenen Beobachtungen anreiht. Das Resultat, zu welchem er gelangt, ist: bei wirklich verhinderter Befruchtung kommt es nicht zur Samenbildung, daher werden auch die Fälle, in welchen das Gegentheil angegeben wird, auf Befruchtung beruhen. Nur der *Caelebogyne* gegenüber, welche er nicht selbst untersuchen konnte, nimmt Regel eine etwas vorsichtigere Stellung ein, glaubt aber auch hier, dass möglichenfalls noch versteckte Antheren entdeckt werden könnten. Solche wollte in der That Karsten (1860) aufgefunden haben, der diesen Standpunkt bis in die neueste Zeit unverändert aufrecht erhalten hat (1888). Eine andere Deutung hatte bereits 1857 Klotzsch gegeben, indem er in der Samenbildung nicht eine Befruchtung, auch nicht eine Parthenogenese, sondern eine Knospenbildung erkennt. Dass er damit durchaus das Richtige getroffen, ist erst sehr viel später (1878) durch Strasburger von neuem festgestellt worden. *Caelebogyne* blieb bis dahin ein Beispiel für Parthenogenese und bildete auch in diesem Sinne noch einmal den Gegenstand einer besonderen Untersuchung, die

unter Braun's Einflusse entstand und 1877 von Hanstein veröffentlicht wurde. Neben *Caelebogyne* war es *Chara crinita*, für welche Braun (1859) die Parthenogenesis konstatirt hatte. Diese im nördlichen Europa ausschliesslich in weiblichen Individuen vorkommende *Thallophyte* ist später (1875) auch von de Bary untersucht worden und gilt noch heutigen Tages als das einzige Beispiel von Parthenogenesis bei Pflanzen mit differenten Sexualorganen. Sie ist gleichzeitig ein Beleg dafür, dass auch in diesem organischen Reiche die Parthenogenesis eine allmählich erworbene Form der Fortpflanzung ist; denn alle anderen *Chara*-Arten, und auch *Chara crinita* an einzelnen südlichen Fundstellen, entwickeln sich nur aus befruchteten Eiern. Wo es bei Phanerogamen ohne Befruchtung zur Ausbildung von Samen kommt, da handelt es sich, wie Strasburger zuerst für *Funkia ovata* und *Allium fragrans* nachgewiesen hat, um eine Zellenwucherung der Samenknospe in den Embryosack hinein. Die Embryonen, die auf diese Weise entstehen, sind mithin Sprossungen, sog. Adventivknospen. Sobald man auch für die Pflanzen die Definition der Parthenogenesis als einer Entwicklung der Eizelle ohne Befruchtung festhält, was leider nicht von allen Seiten geschieht, so beruhen jene Verhältnisse bei den erwähnten Pflanzen, zu denen auch der Citronenbaum und, wie schon gesagt, *Caelebogyne* gehören, eben nicht auf Parthenogenesis, sondern stellen eine Form ungeschlechtlicher. auf Zellenkomplexen beruhender Fortpflanzung vor, wie wir sie auch im Thierreiche kennen. Für diese Art der Vermehrung hat de Bary (1878) die jetzt ganz allgemein von den Botanikern angenommene Bezeichnung Apogamie eingeführt, durch welche der Verlust der geschlechtlichen Zeugungsfähigkeit zum Ausdruck gebracht wird. Die Apogamie ist nichts anderes als eine bestimmte Form der von Huxley Agamogenesis genannten Fortpflanzungsarten. De Bary hat, übrigens diese Bezeichnung zunächst nicht für die in Rede stehenden Fälle einer ungeschlechtlichen Vermehrung bei *Phanerogamen* eingeführt, sondern für gewisse sehr interessante Erscheinungen bei manchen Farnkräutern (*Pteris cretica*, *Asplenium filix femina cristatum*), wo sich an den Prothallien Embryonen und junge Pflanzen nicht aus Eizellen der Archegonien (wie es in der Regel ist), sondern durch Sprossung aus dem Gewebe des Prothalliums entwickeln.

Pringsheim hat noch eine andere Reihe von Erscheinungen im Pflanzenreiche als Parthenogenesis bezeichnet, nämlich die Ausbildung von Oosporen bei den *Saprolegniaceen* ohne Mitwirkung von Antheridien. De Bary rechnet indessen auch diese Erscheinungen, gestützt auf andere Resultate seiner Beobachtungen, zur Apogamie.

Erst nachdem das Vorkommen der parthenogenetischen Fortpflanzung auf den

verschiedensten Gebieten thierischen Lebens zur Gewissheit geworden war, konnte man auch daran denken, diese Thatsachen vom theoretischen Standpunkte aus zu betrachten und sie im Zusammenhange mit anderen Erscheinungen zu verwerthen, um dem grossen Räthsel der Befruchtung und Vererbung etwas näher zu treten.

Wenn wir zunächst die Frage aufwerfen, welche Bedeutung die Parthenogenese für solche Thierarten hat, wo sie bis zur Entwicklung eines selbständigen Lebewesens führt, so dürfte die Antwort am nächsten liegen, dass in ihr ein Mittel zu erkennen sei, durch welches die Natur unter gewissen Verhältnissen eine möglichst zahlreiche Nachkommenschaft zu erzielen sucht, wie es bereits (1858) Leuckart ausgesprochen hat (pag. 109). Die Parthenogenese würde in dieser Hinsicht vergleichbar sein der Entwicklung mit freier Metamorphose, durch welche bei einem gegebenen Bildungsmateriale die grösstmögliche Productivität erzielt wird. Und wenn die Parthenogenese für die Erhaltung und besonders die Verbreitung einer Art nicht vortheilhaft wäre, so würde sie nicht, wie Grobben (1879) hervorhebt, eine so weite Verbreitung erlangt haben, sondern durch die natürliche Züchtung unterdrückt worden sein (pag. 45.) Hatschek[1]) macht darauf aufmerksam, dass die Parthenogenese vornemlich bei niederen Süsswasser- und Landthieren vorkomme, die dem Wechsel der Jahreszeiten ausgesetzt sind. Die *Cladoceren, Ostracoden* und *Rotatorien* nutzen die günstigen sommerlichen Lebensbedingungen durch rapide Fortpflanzung rasch aus und haben überdies durch den Wegfall der Männchen eine ökonomische Ersparniss, und ähnliche Vortheile erwachsen für Blattläuse und einige andere Insekten durch jungfräuliche Zeugung in der warmen Jahreszeit. Nicht anders ist die Ansicht, welche R. Hertwig[2]) vertritt, wenn er sagte: „Für viele Fälle ist es sicher erwiesen, dass die Parthenogenesis die Aufgabe hat, durch Ersparung der Männchen eine rasche Ausbreitung der Art zu ermöglichen. So lange Parthenogenesis herrscht, verbreiten sich Blattläuse und Flohkrebse mit ganz ausserordentlicher Schnelligkeit über ein ihnen zugängliches Gebiet, während das Auftreten von Männchen eine langsamere Vermehrung bedingt.“ Derartige Erwägungen liegen ausserordentlich nahe und sind im Grunde nur ein Ausdruck des thatsächlich Beobachteten. Man möchte sich freilich veranlasst fühlen, daraus den Schluss zu ziehen, dass die äusseren Existenzbedingungen gleichzeitig die Veranlassung für das Auftreten der Parthenogenesis waren, denn wenn es für die Erhaltung einer Art von unverkennbarem Vortheile ist.

[1]) Hatschek, B., Lehrbuch der Zoologie. 2. Lfg. 1889. p. 215.

[2]) Hertwig, R., Lehrbuch der Zoologie. 1892. p. 112.

unter gewissen durch Oertlichkeit und Jahreszeit vorgeschriebenen Verhältnissen ein Mittel zu möglichst rascher Vermehrung zu haben, so müsste die Naturzüchtung hier einen Angelpunkt für ihre Wirksamkeit finden. Weismann spricht das direkt aus, wenn er (1892) sagt: „Periodische Ungunst der Lebensbedingungen hat vielfach den Anlass zur Einführung der Parthenogenese bei Arthropoden und Räderthieren gegeben“ (pag. 167) und hebt es ebenfalls im Einzelnen hervor, inwiefern für niedere Krebse, Blatt- und Rindenläuse, auch Gallwespen[1]) ein besonderer Vortheil durch den Ausfall der zweigeschlechtlichen Generation erwachse. Wie sehr der Eintritt der kälteren, für thierisches und pflanzliches Leben ungünstigen Jahreszeit einen Einfluss auf die Entwicklung der Blattläuse ausübt — um bei diesen zunächst zu verweilen — geht nicht bloss aus der Thatsache hervor, dass am Ende des Sommers männliche Individuen entstehen und befruchtete Eier abgelegt werden, sondern noch viel mehr aus den schon vor langer Zeit angestellten und von uns oben angeführten Experimenten, diese Thiere durch künstliche Wärme über die klimatischen Verhältnisse hinwegzutäuschen. In solchen Fällen folgten sich ununterbrochen Jahre lang nur parthenogenesirende Generationen. Darin liegt für diesen speciellen Fall der direkte Beweis, dass die Erzeugung einer Nachkommenschaft aus unbefruchteten Eiern von günstigen Existenzbedingungen abhängig ist. Und etwas ganz Aehnliches lehren uns die Beobachtungen Wasmann's an Ameisen. Während es unter natürlichen Verhältnissen zuweilen vorkommt, dass einzelne Arbeiter Eier legen, konnte hier durch künstliche Vorkehrungen die Mehrzahl dieser Kaste für parthenogenetische Fortpflanzung erwärmt werden. Es ist nicht undenkbar, was Degeer vermuthet, dass die Blattläuse in südlichen Ländern bei geringeren jährlichen Temperaturschwankungen die geschlechtliche Fortpflanzung ganz aufgegeben haben oder dieselbe wenigstens viel seltner in Thätigkeit treten lassen als bei uns. Wenn wir übrigens in erster Linie den Einfluss der Jahreszeit betonen, so soll dabei keineswegs verkannt sein, dass die Nahrungverhältnisse in nicht geringerem Masse in Betracht kommen. Diese beiden Factoren hängen hier aber so innig zusammen, dass bei dem Vorhandensein des einen der andere als selbstverständlich erscheinen muss; denn wenn mit dem Ende der warmen Jahreszeit die Vegetation in den Hintergrund tritt, sind eben für Thiere, wie die Blattläuse, welche sich von Pflanzensäften ernähren, die Lebens-

---

[1]) Dass bei den in Staaten lebenden Hymenopteren die streng arrenotoke Parthenogenesis von ganz anderen Gesichtspunkten aus betrachtet werden muss, liegt auf der Hand. Wenn es sich auch hier darum handelte, durch Ausfall der Befruchtung eine möglichst zahlreiche Nachkommenschaft zu erzielen, so müssten nicht die Drohnen, sondern die Arbeiterinnen nnd Königinnen durch Parthenogenese entstehen.

bedingungen aufgehoben. Wenn aus den angeführten Experimenten von Degeer, Kyber und Anderen ersichtlich wurde, dass durch Erhaltung der günstigen Existenzbedingungen die parthenogenetische Fortpflanzung auf längere Zeit ausgedehnt werden kann, so liegen auch Versuche in dem umgekehrten Sinne vor, welche zeigen, dass die Entziehung die ersteren, inbesondere die Entziehung der Nahrung früher zu demselben Resultate führt, wie der Eintritt ungünstiger Bedingungen unter natürlichen Verhältnissen. Ganz zufällig machte Göldi (1885) die Entdeckung, dass ungeflügelte Exemplare des *Pemphigus xylostei*, welche er eine Woche lang ohne Nahrung gelassen, weil aus dem Gedächtniss verloren hatte, innerhalb dieser Zeit unter sichtlicher Abnahme ihrer Körperfülle zu geflügelten Thieren geworden waren, während die übrigen Individuen derselben Läusegesellschaft, welche auf der Nährpflanze geblieben waren, noch denselben Entwicklungsgrad zeigten, wie vorher. Göldi unternahm nun zielbewusste Experimente auch mit anderen Blattläusen, mit *Pemphigus bumeliae*, einer *Lachnus*-Art und mit der Blutlaus und erhielt ähnliche Resultate. Von der Blutlaus verschaffte er sich die im Freien erst im September auftretenden geflügelten Thiere im Zimmer bereits im Juni. Später ist es Keller (1887) geglückt, auf solchem Wege auch geflügelte Rebläuse zu züchten, welche nicht etwa durch diesen künstlichen Eingriff verkümmert waren, sondern entwicklungsfähige Eier ablegten. Das Resultat aller dieser Versuche ist immer das gleiche: „Nahrungsentziehung bedingt ein Aufhören der Parthenogenesis“.

Es brauchen aber durchaus nicht immer auf Nahrung und Jahreszeit bezügliche Verhältnisse zu sein, welche der parthenogenetischen Fortpflanzung ein Ziel setzen und durch Erzeugung von Männchen eine Entwicklung aus befruchteten Eiern anbahnen. Für die Wasserflöhe ist es die Gefahr, durch Austrocknen ihrer Aufenthaltsorte gänzlich zu Grunde zu gehen, und bei den in mehrfacher Hinsicht sehr interessanten Untersuchungen von Schmankewitsch (1875) hat sich gezeigt, dass die relativ schnelle Concentration des Salzgehaltes des Wassers, welches *Artemia salina* und *Daphnia magna* bewohnen, einen ähnlichen Effekt hat. Und was man hier durch künstlichen Eingriff in die natürlichen Lebensverhältnisse erzielte, das leistet für *Daphnia rectirostris* die Natur selbst, indem im Xandschibei-Liman durch die sommerliche Wärme die Concentration des Salzgehaltes erhöht wird: auch hier hört die parthenogenetische Fortpflanzung auf und es bilden sich Ephippialeier, wie sonst nur vor Eintritt des Winters.

Was in allen diesen Fällen zur Beobachtung kommt, ist also die Unterbrechung der Parthenogenese und die Entstehung von Männchen. Es liegt nahe, die Frage

aufzuwerfen, welchen inneren Zusammenhang beides hat; man möchte den Schluss ziehen, dass zur Production von Weibchen günstigere Lebensverhältnisse gehören, als zu derjenigen von Männchen, und als Grund dafür scheinen wiederum die Ernährungsverhältnisse angesprochen werden zu müssen. Sobald sich ungünstige Existenzbedingungen geltend machen, mögen sie nun in einem zu geringen Quantum von Wasser oder in einer bestimmten chemischen Beschaffenheit desselben, mögen sie in zu geringen Wärmegraden und im Mangel an Nahrung oder in beiden Faktoren gleichzeitig zu suchen sein, tritt — so müsste man annehmen — eine schlechtere Ernährung der Thiere ein, und diese verlieren dadurch die Fähigkeit, Weibchen zu produciren oder wenigstens ausschliesslich solche auszubilden, liefern vielmehr nun auch männliche Thiere, mit welchen die Bedingungen zur geschlechtlichen Fortpflanzung durch befruchtete Eier gegeben sind.

Die Ergründung der Ursachen, wodurch Männchen erzeugt werden, ist eines der Erfordernisse, wenn man die Entstehung der Parthenogenesis zu erklären versuchen will. Denn die erste Frage, „wodurch wird Parthenogenesis bedingt?“ kann nur so beantwortet werden: „durch Mangel an Männchen“, und nun erst entsteht naturgemäss die zweite Frage, welche wieder eine doppelte ist: „wodurch entstehen Männchen resp. wodurch wird die Erzeugung von Männchen unterdrückt?“ und zweitens: „wodurch hat das Ei die Fähigkeit erlangt, sich auch ohne männlichen Einfluss zu entwickeln.“ Die erste dieser beiden Fragen fällt zusammen mit der viel besprochenen nach den das Geschlecht bestimmenden Ursachen. Bei dem Versuche, diese zu ergründen, ist man von verschiedenen Seiten zu dem Resultate gelangt, welches wir soeben berührt haben, dass ungünstigere Existenzbedingungen die Entstehung männlicher Nachkommenschaft veranlassen. Es ist nur eine Consequenz dieser Anschauung, wenn u. a. Rolph (1882) zu der Ansicht gelangt, dass „ein gewisses Maximum von Abundanz und von guten Lebensverhältnissen bei parthenogenetischen Thieren Thelytokie liefert, während minderes Wohlergehen Arrenotokie producirt“ (pag. 120.)[1]) Wenn wir hieran als an etwas Thatsächlichen festhalten wollen, so würden wir um einen Schritt in dem Verständniss der uns hier interessirenden Dinge weiter gekommen sein, insofern nämlich, als wir wüssten, dass das thierische Ei durch die äusseren Lebensbedingungen in einen Zustand versetzt werden kann,

[1]) Statt Rolph hätte ich auch Düsing anführen können, welcher (p. 780) sagt: „Der Ueberfluss ist also die Bedingung und die Ursache der thelytokischen Parthenogenesis“, aber Düsing thut diesen Ausspruch zwei Jahre später (1884) als Rolph und erwähnt den letzteren bei dieser Gelegenheit nicht, obgleich er dessen „Biologische Probleme“ gekannt hat.

dass es sich entweder zu einem männlichen oder zu einem weiblichem Individuum entwickelt. Wie es aber beschaffen sein muss, dass es sich überhaupt entwickelt und, was unsere zweite Frage fordert, dass es sich auch ohne männlichen Einfluss entwickeln kann, dies zu erklären sind wir ausser Stande; wir können nur nach dem Maasse unserer heutigen Kenntnisse sagen, der Grund dafür liegt im Protoplasma des Eies und hier wiederum in der Beschaffenheit des Nucleoplasmas. Die letzten Ursachen sind uns verborgen und bleiben es vielleicht auf immer.

Wenn wir also nach dem, was wir darüber wissen, keineswegs daran zweifeln können, dass mit der Parthenogenesis wirklich ein Vortheil für die betreffende Art verbunden ist[1]) und die Vermuthung nahe liegt, ja beinahe selbstverständlich erscheint, dass darin der „Anlass zur Einführung der Parthenogenese" zu suchen sei, so sind wir doch weit entfernt, die Entstehung derselben auch erklärt zu haben; wir haben sie uns durch richtige Beurtheilung der beobachteten Fälle plausibel gemacht, ebenso wie uns die schützende Aehnlichkeit und die Mimicry zweifellos als vortheilhaft für die betreffenden Thiere und deshalb durch Naturzüchtung entstanden erscheinen. Aber das „Wie" bleibt genau so unerklärt in dem einen wie in dem anderen Falle und auch dann noch, wenn wir das moderne Schlagwort gebrauchen und die Parthenogenese eine „Anpassung an die Lebensverhältnisse" nennen.

Eins dürfen wir als sicher ansehen, wenn wir die parthenogenesirenden Arten inmitten solcher Verwandten sehen, welche sich auf dem normalen Wege fortpflanzen: die Parthenogenesis ist aus der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung entstanden, sie ist eine geschlechtliche Fortpflanzung mit rückgebildeter Befruchtung.[2]) War doch die Ansicht von der nothwendigen Befruchtung aller Eier so festgewurzelt, dass, wie wir eingehends unserer Betrachtungen sahen, der Parthenogenesis anfangs mit dem grössten Misstrauen begegnet wurde und dass ihr der Boden Schritt für Schritt erobert

[1]) So weit wollen wir auch gelten lassen, was Göldi (l. c. p. 8) sagt: ... „sollte die Natur nicht von diesem potenziellen Vermögen des Eies Gebrauch machen und desselben sich gerade da mit Vortheil bedienen, wo eine offenbare Oekonomie, ein beträchtlicher Zeitgewinn zu Gunsten einer potenzirten Reproduktion sich darbietet?" Wenn er aber dann fortfährt: „Kann von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, überhaupt in der Parthenogenese der Aphiden und niederen Crustaceen noch irgend welches Räthsel liegen?" so ist dies eine „Bescheidenheit" in den Anforderungen an eine Erklärung natürlicher Dinge, welche in argem Kontraste steht zu dem Sicherheitsgefühle, mit welchem obige Auseinandersetzungen als selbstverständlich hingestellt werden.

[2]) Rolph (Biologische Probleme, 1882) ist allerdings anderer Ansicht: „Wir werden dazu gedrängt, dem weiblichen Keime, dem Ei, die Fähigkeit der parthenogenetischen Fortpflanzung primär, aber nicht secundär zuzusprechen." „Das Ei hat nicht die Fähigkeit, sich unter gewissen Verhältnissen parthenogenetisch zu entwickeln, sondern es ist unter gewissen Verhältnissen unfähig, sich parthenogenetisch zu entwickeln." (p. 111.)

werden musste. Natürlich, dass die Thatsache der Parthenogenese besonders schwer in die Wagschale fiel, wenn es sich darum handelte, in das eigentliche Wesen und die Bedeutung der Befruchtung einzudringen. Speculationen darüber reichen zwar bis zu den ältesten Zeiten menschlichen Denkens zurück, konnten aber nicht eher auf einer sicheren Grundlage aufgebaut werden, als bis man in der Ei- und Samenzelle diejenigen Elemente der Lebewesen erkannt hatte, durch deren wirkliche Vereinigung die Entwicklung eines neuen Individuums eingeleitet wird. Man lernte durch die Beobachtungen zahlreicher Forscher, unter denen Männer wie Bütschli, O. u. R. Hertwig, Fol, Ed. van Beneden an erster Stelle zu nennen sind, die interessanten und eigenthümlichen Vorgänge kennen, welche als Zeichen der Reife des thierischen Eies und als Vorbereitungen für den Akt der Befruchtung anzusehen sind, sowie jene anderen, durch welche sich dieser letztere selbst documentirt, nämlich die Verschmelzung des durch die sogenannten „Richtungskörperchen" an Masse verminderten Keimbläschens mit dem in das Ei eingedrungenen und zum „männlichen Vorkern" gewordenen Samenelementes. Als man in der Bildung der Richtungskörperchen, deren Auftreten Jahrzehnte früher, als man sie richtig zu deuten verstand, erkannt war, eine Vorbereitung zur Befruchtung sehen zu müssen glaubte, lag es nahe, diejenigen Eier in Betracht zu ziehen, welche nicht befruchtungsbedürftig sind und sich dennoch in normaler Weise entwickeln. Bei denselben hatte man damals noch keine Richtungskörperchen aufgefunden und war um so mehr zu der Annahme, dass sie hier überhaupt nicht vorkommen, geneigt, als man sie bei sämmtlichen Arthropoden und Rotatorien, also Thiergruppen, welche allein normale Parthenogenesis aufzuweisen haben, vermisst hatte. So glaubte man einen prinzipiellen Unterschied zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern konstatiren zu müssen. Balfour (1880) spricht in Folge dessen die Ansicht aus, dass durch die Richtungskörper ein Theil der Bestandtheile des Keimbläschens, welche für seine Funktion als vollständiger und unabhängiger Kern nothwendig sind, entfernt wird, um der neuen Zufuhr Platz zu machen, welche durch den Spermakern geliefert wird; er nimmt infolgedessen an, dass da, wo keine Richtungskörper gebildet werden, normaler Weise immer Parthenogenesis eintreten müsse, ja sogar, dass die Funktion, Richtungskörper zu bilden, von dem Ei ausdrücklich zu dem Zwecke angenommen worden sei, um Parthenogenesis zu verhüten (pag. 74). Auf ähnlichem Standpunkte stehen auch Minot (1877) und Ed. van Beneden (1883), nur dass sie in dem durch die Richtungskörper aus dem Ei entfernten Massentheilchen den männlichen Antheil des ursprünglich hermaphroditisch beanlagten Mutterkerns erkennen, der bei der Befruchtung durch

neues Material ersetzt werde. Und Weismann endlich sah in der Bildung der Richtungskörper die Entfernung des histogenen Keimzellen-Idioplasmas, so dass allein das Kernkeimplasma im Ei zurückbleibe.[1])

Indessen die Annahme, dass bei parthenogenetischen Eiern Richtungskörper fehlen sollen, war verfrüht. Durch Beobachtungen, zunächst von Weismann an einer Daphnide (*Polyphemus oculus*), dann von Blochmann an einer Reihe von Insekten, waren Richtungskörper nicht nur unter den Arthropoden überhaupt, sondern auch bei parthenogenetischen Eiern nachgewiesen; gleichzeitig war aber auch von den genannten Forschern dennoch darin ein Unterschied zwischen diesen und den befruchtungsbedürftigen Eiern aufgefunden worden, dass bei den letzteren zwei, bei ersteren nur ein Richtungskörper zur Ausbildung kommt. Weismann legte dieser Entdeckung besondere Bedeutung bei, und als es ihm durch fortgesetzte, gemeinsam mit Ischikawa angestellte Beobachtungen möglich war (1888), fünfzehn verschiedene Vertreter aus den Gruppen der Cladoceren, Ostracoden, Insekten und auch der Räderthiere namhaft zu machen, bei deren parthenogenetischen Eiern immer nur ein Richtungskörper gebildet wird, formulirte er diesen Befund zu seinem „Zahlengesetze der Richtungskörper“. Dadurch musste nothwendig auch die Weismann'sche Theorie von der Bedeutung der Richtungskörper, welche man übrigens als abortive Eier, die sich durch einen letzten Theilungsprozess von der Eimutterzelle abschnüren, anzusehen gelernt hatte, modificirt werden; denn wenn bei den parthenogenetischen Eiern auch ein Richtungskörper gebildet wird, so musste der bei befruchtungsbedürftigen Eiern stets zur Ausbildung kommende zweite eine andere Bedeutung haben. Als solche nahm Weismann eine Halbierung der Zahl der im Keimplasma enthaltenen Ahnenplasmen oder anders ausgedrückt: eine „Reduction der Vererbungssubstanz“ an, während der erste Richtungskörper das ovogene Idioplosma enthalte, das also sowohl aus dem befruchtungsbedürftigen wie aus dem parthenogenetischen Ei herausgeschafft wird. Parthenogenesis, so meinte Weismann, tritt dann ein, wenn die volle Summe der von den Eltern ererbten Ahnen-Keimplasmen durch Unterdrückung des zweiten Richtungskörpers in der Eizelle verbleibt, dieselbe mithin die zur Durchführung der Embryonalentwickelung nöthige Menge von Keimplasma behält.

Doch das Thatsächliche unserer Kenntnisse über die Bildung der Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern war noch nicht abgeschlossen. Durch Platner

[1]) Diese Vorstellung hängt aufs engste zusammen mit der specifischen Weismann'schen Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas, auf die hier unmöglich näher eingegangen werden kann.

(1888) wurden bei Eiern eines nur ausnahmsweise durch unbefruchtete Eier sich fortpflanzenden Schmetterlings, bei *Liparis dispar*, in jedem Falle zwei Richtungskörper nachgewiesen, ebenso durch Blochmann (1889) bei den sich zu Drohnen entwickelnden Bieneneiern dieselben zwei Richtungskörper gefunden, wie sie die befruchtungsbedürftigen Eier bilden, aus welchen weibliche Individuen entstehen. Daraus geht hervor, dass Parthenogenesis auch dann möglich ist, wenn die Quantität des Keimplasmas im Ei auf die Hälfte vermindert ist. Weismann (1891) sucht diese Thatsache durch die Annahme zu „erklären," dass bei exceptioneller Parthenogenese „das Kernplasma einzelner Eier einer Art das Vermögen des Wachsthums in grösserem Masse als die Majorität derselben besitze, oder, im Falle der Biene, jedes Ei besitze die Fähigeit, sein auf die Hälfte reducirtes Kernplasma, wenn es nicht durch Befruchtung wieder auf das Normalmass gebracht wird, durch Wachsthum wieder auf die doppelte Masse zu bringen." [1]) Er ist überzeugt, dass Parthenogenesis auf doppeltem Wege entstanden ist: einmal durch Unterdrückung des zweiten Richtungskörpers — und dies würde für alle Fälle regelmässiger Parthenogenese anzunehmen sein —, dann aber, und zwar bei facultativer Parthenogenesis, trotz Austritt des zweiten Richtungskörpers durch erhöhte Wachthumsfähigheit des zurückgebliebenen Keimplasmas.

Wir sind Weismann in seinen theoretischen Auseinandersetzungen nur insoweit gefolgt, als es sich um die Parthenogenese handelt; auf etwas Anderes hier einzugehen, was Bezug auf die Vererbungstheorie dieses geistreichen Forschers hat, hiesse die Grenzen weit überschreiten, die wir uns für diese Darstellung gesteckt haben. Nur das können wir hier nicht unerwähnt lassen, dass die Weismann'schen Anschauungen vom Ahnenplasma und die sich daran anschliessenden Speculationen vielfach auf Widersprüche gestossen sind; so hat vor allen Dingen O. Hertwig (1889) auf Grund umfassender eigener Beobachtungen an den Ei- und Samenzellen von *Ascaris megacephala* einen neuen Einblick in die „Reductionstheilungen" gewonnen, auf Grund deren er in der Bildung der Richtungskörper lediglich eine Einrichtung sieht, um zu verhindern, dass durch die Befruchtung eine Summirung der Kernmasse und der chomatischen Elemente herbeigeführt werde." [2]) Demnach unterbleibt bei parthenogenetischen

---

[1]) O. Hertwig (1890) spricht sich darüber folgendermassen (p. 127) aus: „Endlich scheint es auch möglich zu sein, dass Eier, die nach Bildung zweier Richtungskörper reducirte Kerne enthalten, sich doch parthenogenetisch weiter entwickeln können (Blochmann, Platner), da das Theilvermögen der Kerne nach einer stattgefundenen Reduktionstheilung nicht gänzlich aufgehoben ist,"

[2]) „Denn dadurch, dass die Kernmasse der Samenmutterzelle und der Eimutterzelle gleich nach der ersten Theilung noch zum zweiten Male getheilt wird, ehe sie noch Zeit gehabt hat, sich im Ruhe-

Eiern die durch Bildung des zweiten Richtungskörpers herbeigeführte Halbirung der Kernmasse, weil eine solche keinen Zweck haben würde; denn eine Summirung ist beim Ausfall der Befruchtung nicht zu befürchten (pag. 112—113). In Folge der Hertwig'schen Aufschlüsse über die Reductionstheilungen hat denn auch Weismann (1891) seine frühere Deutung der ersten Richtungskörpertheilung als der Entfernung des „ovogenen" Kernplasmas aus dem Ei ohne weiteres fallen lassen (pag. 26.) Hertwig hat übrigens auch bei gewissen parthenogenetischen Eiern ein von dem durch Weismann und Ischikawa festgestellten etwas abweichendes Verhalten beobachtet. Bei *Asteracanthion* nämlich kommt es nach Ausstossung des erstsn Richtungskörpers noch zur Bildung einer zweiten Richtungsspindel, die aber nicht zur Abschnürung eines zweiten Richtungskörpers, sondern nur zur Bildung zweier bläschenförmiger Kerne führte, die dann wieder unter einander verscholzen, der Eimasse also erhalten blieben. Aehnliches hat auch Boveri bei *Ascaris* und *Pterotrachea* beobachtet. Hertwig sieht darin eine Andeutung, wie sich befruchtungsbedürftige Eier in parthenogenetische verwandeln können.

Es ist ein langer Weg von Dzierzon und Siebold bis zu Hertwig und Weismann! Fast ein halbes Jahrhundert ist verflossen, seit die Parthenogenesis behauptet und erwiesen ist, und wie sie von der Theorie gefordert wurde, so gehen jetzt neue theoretische Betrachtungen von ihr aus, um in das Geheimniss der Befruchtung und Vererbung einzudringen. Das Beste aber, was sie uns gebracht hat, ist das: sie hat uns befreit von dem Banne, der eine Befruchtung als die nothwendige Vorbedingung für die Entwicklung des thierischen Eies forderte, befreit auch von dem Gegensatze eines männlichen und weiblichen Prinzips. Dieselbe Parthenogensis, gegen welche dereinst in Göttingen der Vorwurf erhoben wurde, dass durch sie eine der aller unbequemsten und der Hoffnung auf allgemeine Gesetze der Lebenserscheinungen widerwärtigsten Thatsachen in die Physiologie eingeführt sei, beruht nach den Anschauungen der heutigen Zeit auf Anpassung an die Lebensverhältnisse und geht überall da aus der Befruchtung, d. h. Vermischung der Vererbungssubstanzen zweier Individuum oder „*Amphimixis*" hervor, wo „ein bedeutender Vortheil für die Erhaltung der Art darin gelegen ist."

---

stadium zwischen zwei Mitosen durch Ernährung wieder zu ergänzen, wird sie geviertelt, und so erhält jede der vier Enkelzellen durch den sinnreichen Prozess, den man kurz als Reductionstheilung characterisiren kann, nur die Hälfte der chromatischen Substanz und der chromatischen Elemente, welche ein Normalkern einschliesst." (p. 126.)

Litteratur.

I. Mittheilungen über unbefruchtete entwickelungsfähige Eier oder darauf hinweisende Beobachtungen bis zum Jahre 1856.

Aristoteles, De generatione animalium. Ed. Beckeri. Lib. III. cap. 10; Historia animalium. Lib. V. cap. 21—23. (cfr. Aubert u. Wimmer 1858.)

1667. Goedart, Joh., Metamorphosis et historia naturalis Insectorum. Pars II. 1667. p. 106. Experimentum XXX. — Edit. II. Joh. Goedartius de Insectis, opera M. Listeri. Londini,
1685. 1685. p. 187.
(Orgyia gonostigma.)

1695. Leeuwenhoek, A. van, Arcana naturae detecta ope microscopiorum. Delphis Batavorum, 1605. 4. — Epistola 90 et 104. — Deutsche Uebersetzung: Delft, 1696. 4.
(Erste Kenntnis über Blattläuse.)

1696. Blancardus, Stephanus, cit. in: Hannemanni, Observatio de usu Aranearum innoxio. in: Ephem. Acad. Leop. Anno III. 1696. p. 64.
(Aranea quaedam.)

1706. Albrecht, J. P., De Insectorum ovis sine praevia maris cum foemella conjunctione nihilominus nonnunquam foecundis. in: Miscellanea curiosa s. Ephem. Acad. Caes. Leop. nat. curios. Dec. III. Annus IX et X. 1706. p. 26.
(Bombyx spec.)

1737. Réaumur, René de. Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. T. III. Paris 1837. Part. 1. p. 194. — Part. 2. Mém. 9.
(Talaeporia nitidella. — Pucerons.)

1741. Réaumur, René de, Observations sur les Insectes qui se multiplient sans accouplement et par la seule fécondité de chaque individu. in: Mém. de l'Acad. d. Sc. Paris 1741. — Histoires. p. 32.

1745. Bonnet, Ch., Traité d'Inséctologie ou observations sur quelques espèces de Vers d'eau douce et sur les Pucerons. Paris, Durand, 1745. (Edit. nouv. Amsterdam 1780.) — Ins Deutsche übersetzt und mit eigenen Zusätzen herausgegeben von Goeze. Halle, Gebauer, 1773. 8.

1755. Schaeffer, J. Ch., Der grüne Armpolyp, die geschwänzten und ungeschwänzten zackigen Wasserflöhe. Regensburg 1755. ('Abhandl. von Insekten'. I. 1764. p. 296.)

1756. Schaeffer, J. Ch., Der krebsartige Kiefenfuss mit der kurzen und langen Schwanzklappe. Regensburg 1756. ('Abhandl. v. Insecten'. II. 1764. p. 167.)

1767. Pallas, P. S., Phalaenarum bigae quarum alterius femina artubus prorsus destituta, nuda atque vermiformis, alterius glabra quidem et impennis attamen pedata est, utriusque vero sine habito cum masculo commercio foecunda ova parit. in: Nov. Acta phys.-med. Acad. Nat. Curios. T. III. 1767. p. 430—437. — Uebersetzt. in: Stralsunder Magazin. II. Stück. 1767. p. 238.
(Psyche graminella u. nitidella.)

1768. Pallas, P. S., Ueber einige Besonderheiten an Insekten. in: Stralsunder Magazin. III. Stück. 1768. p. 239.
(Apus — Hermaphrodit.)

1771. Degeer, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Stockholm. — Ins Deutsche übersetzt von Götze u. d. T.: Des Herrn Baron Karl de Geer Abhandlungen zur Geschichte der Insekten. Nürnberg. — T. II. 1771. (Götze: 1778. P. 1. p. 279) u. T. III. 1773. (Götze 1780.)
(Talaeporia lichenella. — Aphiden [2. u. 3. Abh.])

1772. Bernoulli, Observatio de quorundam Lepidopterorum facultate ova sine progresso coitu foecunda excludendi. in: Nouv. Mém. de l'Acad. roy. d. sc. et belles-lettres. Berlin. Année 1772. p. 24 u. 34. (Journ. d. physique. T. 13. 1779. p. 104. — Opuscoli scelti. T. 2. 1779. p. 217. — Neues Hamburger Magazin. Stück 96. p. 504.)
(Gastropacha quercifolia [teste Basler] u. Episema coeruleocephala.)

1772. Schultze, C. F., Der krebsartige Kiefenfuss in den Dresdener Gegenden. in: Neues Hamburger Magazin. Stück 68. 1772. p. 130.
(Selbstbefruchtung bei Apus.)

1773. Degeer: s. oben. (Aphiden.)

1775. Kuehn, Anecdoten zur Insektengeschichte. Fünftes Stück: Abhandlungen von besonderen Raupen, die an Schalthiere gränzen. in: Naturforscher. Stück 7. 1775. p. 180.
(Psyche graminella.)

1776. (Schiffermueller, Ign. u. Mich. Denis), Systematisches Verzeichniss der Schmetterlinge der Wiener Gegend. Wien 1776. p. 292.
(Psyche viciella.)

1777. Scopoli, Joa. Ant., Introductio ad historiam naturalem, sistens genera lapidum, plantarum et animalium hactenus detecta, characteribus essentialibus donata, in tribus divisa, subinde ad leges naturae. Pragae, Gerle 1777. p. 416. (Naturforscher. Stück 20. 1784. p. 46.)
(Bombyx pini soll Zwitter mit Selbstbefruchtung sein.)

1782. Schrank, P. v., Beitrag zur Naturgeschichte der Motten, die sich in Säcke von Holz und Blätterspäne kleiden. in: Füssly, Arch. f. Insektengesch. Heft 2. 1782. p. 1—14.
(Psyche nitidella [Bombyx carpini]).

1784. Scheven, Th. Gottl. v., Beiträge zur Naturgeschichte der Insekten. in: Naturforscher. Stück 20. 1784. p. 50.
(Gegen die früher beobachteten Fälle.)

1790. Scriba, cit. bei Borkhausen, M. B., Naturgeschichte der europäischen Schmetterlinge nach systematischer Ordnung. Frankfurt a. M., Varrentrapp. III. Theil. 1790. p. 273.
(Psychiden.)

1792. Huber, Franz, Nouvelles observations sur les abeilles. Barde 1792. 8. — Editio II. Paris et Genève, Paschoud, 1814. 8.
Neue Beobachtungen über die Bienen. Nach der 2. Ausgabe deutsch von Kleine. Einbeck, Ehlers, 1856. 8. p. 194.
(Arbeitereier liefern Drohnen.)

1795. Castellet, Constans de, Sulle uova de'vermi da seta fecondate senza l'accopiamento delle farfalle. in: Opuscoli scelti sulle scienze e sulle arti. XVIII. 1795. p. 242—245.
(Bombyx mori.)

1802. Huber, Jean Pierre, Observations on several species of the genus Apis, known by the name of Humble-bee and called Bombinatrices by Linnaeus. in: Trans. Linn. Soc. London. Vol. 6. 1802. (p. 214—298.) p. 214; 288. — Deutsche Uebersetzung: Beobachtungen über die Hummeln. in: Meisner. Naturwiss. Anzeiger Allg. Schweiz. Ges. 4. Jhg. 1821. p. 50; 57; 68; 73.
(Eierlegen von Hummel-Arbeitern.)

1802. Schrank, Franz v. Paula, Fauna Boica. Nürnberg. T. 2. II. Abth. 1802. p. 94; 97.
(Psyche nitidella; cfr. Zeller, in: Germar's Magazin f. Entom. 1. Bd. Heft II. 1815. p. 186—187.)

1805. Ramdohr, Karl Aug., Mikrographische Beiträge zur Entomologie u. Helminthologie. I. Theil. Beiträge zur Naturgeschichte einiger deutscher Monoculusarten. Halle, Schwetschke u. Sohn, 1805. gr. 4.

1805. Treviranus, Gottfr. Reinh., Biologie oder Philosophie der lebenden Natur, für Naturforscher u. Aerzte. Göttingen, Vandenhoeck. 8. — III. Bd. 1805. p. 263—266.
(Zusammenstellung bisher beobachteter Fälle von der Entwicklung unbefruchteter Eier.)

1810. Rossi, cit. in: Ochsenheimer, F., Die Schmetterlinge von Europa. Leipzig, Fleischer. 8. — Bd. 3. 1810. p. 165 u. 178.
(Psyche apiformis.)

1815. Kyber, Joh. Friedr., Einige Erfahrungen u. Bemerkungen über Blattläuse. in: Germar's Mag. f. Entom. 1. Bd. Hft. II. 1815. (p. 1—39.) p. 14.

1816. Duméril, A., Article Araignée. in: Diction. d. sc. natur. Paris. T. II. 1816. p. 324.

1820. Brongniart, A., Mémoire sur le Limmadia. in: Mém. du Mus. d' hist. nat. T. 6. 1820. p. 83.

1820. Jurine, Louis, Histoire des Monocles qui se trouvent aux environs de Genève. Genève, Paschoud, 1820. gr. 4.

1820. Thom, Robert, On the Goosberry Caterpillars, and the Application of heat for their destruction. in: Memoirs of the Caledonian Horticult. Soc. Vol. 4. Part II. 1820. — Gardener's Mag. VII. 1831. p. 196. — Loudon's Mag. of nat. hist. London. Vol. 7. 1835. p. 557.
(Nematus ribesii = ventricosus.)

1821. Treviranus, Gottfr. Reinh. u. Ludwig Christian Treviranus, Vermischte Schriften anatomischen u. physiologischen Inhalts. IV. Bd. Bremen, Heyse, 1821. p. 16.
(Sphinx ligustri.)

1825. Duvau, Auguste, Nouvelles recherches sur l'histoire des Pucerons. in: Mém. du Mus. d'hist. nat. T. 13. 1825. p. 126—140. (Ann. Sc. nat. T. 5. 1825. p. 224. — Extr. in: Nouv. Bull. d. la Soc. philom. Paris, 1825. p. 62—63. — Féruss. Bull. d. sc. nat. T. 6. 1825. p. 303. — Froriep's Notiz. 11. Bd. 1825. p. 181.)

1826. Suckow, Fr. Wilh. Lud., Geschlechtsorgane der Insecten. in: Heusinger's Ztschr. f. org. Phys. II. Bd. 1826. p. 263. (Féruss. Bull. d. sc. nat. T. 17. 1829. p. 313—314. — Müller's Arch. 1837. p. 401.)
(Bombyx pini.)

1830. Berthold, A. A., Beiträge zur Anatomie des krebsartigen Kiefenfusses. in: Isis. 1830. p. 685—694. (Extr. in: Féruss. Bull. d. sc. nat. T. 24. 1831. p. 97—98.)
(Apus-Zwitter; es wird der Nachweis männlicher Genitalien versucht.)

1831. Siebold, C. Th. v., Ueber die rothen Beutel des Apus concriformis. in: Isis. 1831. p. 429—434.
(Widerlegung Berthold's.)

1832. Burmeister, Herm., Handbuch der Entomologie. I. Th. Allgemeine Entomologie. Berlin, Reimer, 1832. p. 336.
(Gastropacha potatoria; Smerinthus populi [teste v. Nordmann].)

1833. Retzius, A., [Mittheilung über die Entdeckung der Männchen von Apus cancriformis durch Collar.] in: Bericht üb. d. Vers. d. deutschen Naturf. u. Aerzte. Breslau, 1833. p. 56. — Isis. Jhg. 1834. p. 680.

1835. Brown, P. J., A List of Crepuscular Lepidopterous Insects and some of the species of Nocturnal ones, known to occur in Schwitzerland, etc. in: Ann. of Nat. Hist. 1. Ser. Vol. 8. 1835. (p. 553—562.) p. 557.
(Sphinx populi; Arctia caja.)

1838. Herold, M. J. D., Disquisitiones animalium vertebris carentium in ovi formatione. Frankfurt, Sauerländer. Fasc. II. 1838. tab. VII. (Extr. in: Ann. sc. nat. T. 12. 1839. p. 176—205.)
(Bombyx mori.)

1838. Lacordaire, J. Theod., Introduction à l'Entomologie. T. II. Paris, Roret, 1838. p. 383.
(Gastropacha pini; Liparis dispar [teste Carlier, nach dessen Beobachtungen ohne Befruchtung drei Generationen auf einander gefolgt sind, von welchen die letzte nur aus Männchen bestand.)

1839. Siebold, C. Th. v., Über die innern Geschlechtswerkzeuge der viviparen u. oviparen Blattläuse. in: Froriep's Notiz. 12. Bd. 1839. p. 305—308.

1840. Joly, N., Histoire d'un petit Crustacé (Artemia salina), auquel on a faussement attribué la coloration en rouge des marais salans, etc. in: Ann. Sc. nat. 2. Sér. Zool. T. 13. 1840. (p. 225—290.) p. 228; 240.

1840—1843. Hartig, Theodor, Über die Familie der Gallwespen. in: Germar's Ztschr. f. Entom. 2. Bd. Hft. 1. 1840. p. 176—210. — Erster Nachtrag. ebd. 3. Bd. 1841. p. 322—358. — Zweiter Nachtrag. ebd. 4. Bd. 1843. p. 395—422.

1841. Dufour, Léon, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Neuroptères. in: Mém. présentés par divers savants à l'Acad. roy. d. sc. Paris. T. 7. 1841. (p. 265—647.) p. 527.
(Mangel der Männchen bei Diplolepis gallae tinctoriae.)

1841. Zaddach, Ern. Gust., De Apodis cancriformis Schaeff. anatome et historia evolutionis. Diss. inaug. zootomica. Philos. Ord. Bonnae, typis C. Georgii, 1841. 4. (72 p.)

1842. Steenstrup, Joh. Japetus, Om Fortplantning og Udvikling gjennem vexlende Generationsrakker, etc. Kjobenhavn, Reitzel, 1842. 4. — Deutsch von C. H. Lorenzen u. d. Tit.: Über den Generationswechsel, od. die Fortpflanzung und Entwickelung durch abwechselnde Generationen, etc. Copenhagen, Reitzel, 1842. 8. p. 121.
(Aphiden.)

1843. Kaltenbach, J. H., Monographie der Familie der Pflanzenläuse (Phytophthires). Aachen, Roschütz, 1843. 8.

1845. Dzierzon, Joh., [Über die Fortpflanzung der Bienen.] in: Eichst. Bienenztg. 1. Jhg. 1845. p. 113.

1846. Le Conte, John, On a new species of Apus (A. longicaudatus). in: Amer. Journ. of Sc. a. Arts. 2. Ser. Vol. 2. 1846. p. 274—275. — Ann. Lyc. Nat. Hist. New York. Vol. 4. 1848. p. 155—156.
(Ein Apus longicaudatus wird wegen des Mangels von Eiern als ♂ in Anspruch genommen.)

1846. Speyer, Adolph, Lepidopterologische Beiträge. V. in: Isis. 1846. (p. 19—48.) p. 30.
(Talaeporia lichenella.)

1847. Duméril, C., Rapport sur deux mémoires de M. Boursier relatifs à des oeufs d'un Bombyx mori qui furent fertiles sans avoir été fécondés par un mâle. in: Compt. Rend. T. 25. 1847.

p. 422—427. — L'Institut. XV. no. 716. 1847. p. 306. — Bericht über zwei Abhandlungen Boursier's in Bezug auf unbefruchtete und doch fruchtbare Eier des Bombyx Mori. in: Froriep's Notiz. 3. Reih. 5. Bd. 1848. p. 20—22.

1847. Moegling, Theodor, Die Seidenzucht u. deren Einführung in Deutschland. Stuttgart, Hallberger, 1844. — 2. Aufl. 1847. p. 89.

1847. Speyer, Adolph, Zur Naturgeschichte der Talaeporia lichenella Zell. (Ps. triquetrella Tr.) in: Stettin. Entom.-Ztg. 8. Jhg. 1847. p. 18—21.

1848. Denny, Henry, Have Ants, when deprived of their Queen, the power of selecting one of their number and converting her into a fertile female? in: Ann. Mag. Nat. Hist. 2. Ser. Vol. 1. 1848. p. 240—241.

1848. Dzierzon, Joh., Theorie u. Praxis des neuen Bienenfreundes, oder: Neue Art der Bienenzucht mit dem günstigsten Erfolge angewendet u. dargestellt. (Brieg, Schwartz.) 1848.
(6 weitere Auflagen dieses Werkes veranstaltete Wilh. Bruckisch, 1849—61.)

1848. Johnson, J., [Productive eggs of a female of Smerinthus ocellatus taken from the parent after death.] in: Zoologist. Vol. 6. 1848. p. 2269. — Froriep's Notiz. 3. Reihe. 8. Bd. 1848. p. 170.

1848. Leydig, Franz, Über die Entwicklung der Blattläuse. in: Isis. III. 1848. p. 184.

1848. Liévin, Die Branchiopoden der Danziger Gegend; ein Beitrag zur Fauna der Provinz Preussen. in: Neueste Schrift d. naturf. Ges. Danzig. 4. Bd. Hft. 2. 1848. (52 S.) p. 26.
(Daphniden.)

1848. Plieninger, Th. W. H., Superfötation bei Insecten. in: Württemb. Jahreshft. 4. Jhg. 1849. p. 108—109. — Auszug. in: Froriep's Notizen. 3. Reihe. 7. Bd. 1848. p. 232.
(Gastropacha quercus.)

1848. Siebold, C. Th. v., Über die Fortpflanzung von Psyche. Ein Beitrag zur Naturgeschichte der Schmetterlinge. in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. I. 1848. p. 93—102. — Nuov. Ann. Sc. Bologna. 3. Ser. T. I. 1850. p. 316—318.

1848. Siebold, C. Th. v., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. Berlin, Veit u. Comp., 1848. p. 470; 495.
(Gegen die Deutung des Hermaphroditismus bei Apus.)

1849. Carus, Jul. Victor, Zur näheren Kenntniss des Generationswechsels. Beobachtungen u. Schlüsse. Leipzig, Engelmann, 1849. p. 20.
(Aphiden.)

1849. Popoff, Nicolas, cit. bei Mannerheim, C. G. v., Insectes Coléoptères de la Sibérie orientale nouveaux ou peu connus. in: Bull. Soc. imp. d. natural. Moscou. T. 22. P. I. 1849. (p. 220—249.) p. 233. Note. — Daraus: 'Fruchtbare Lepidopteren-Eier von unbefruchteten Weibchen'. in: Froriep's Tagebl. No. 134. 1850. p. 207—208. — Guérin-Méneville, Oeufs de Lépidoptères éclos quoique leur mère n'ait pas été fécondée. in: Revue et Mag. Zool. T. 2. 1850. p. 137—138.
(Euprepia hololeuca.)

1850. Baird, W., The natural history of the British Entomostraca. London, printed for the Ray Soc., 1850. 8.

1850. Lereboullet, Aug., Observations sur le coeur et sur la circulation dans la Limnadie de Hermann. in: Mém. Soc. d. Mus. d'hist. nat. Strasbourg. T. 4. 1850. p. 208.

1850. Leydig, Franz, Einige Bemerkungen über die Entwickelung der Blattläuse. in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. II. 1850. p. 62—67. — Froriep's Tagesber. 1. Bd. 1850. p. 142—143.

1850. Siebold, C. Th. v., Bemerkungen über Psychiden. in: Arb. d. schles. Ges. f. vaterl. Cultur. 1850. p. 84—88. — Stettin. Entom. Ztg. 12. Jhg. 1851. p. 341—345. — Remarks on the

Psychidae. Transl. by H. Fr. Stainton. in: Trans. Entom. Soc. London. N. Ser. Vol. I. 1850—51. p. 234—240.

1851. Curtius, John, cit. bei: Filippi, F. de, Note sur la génération d'un Hyménoptère de la famille des Ptéromaliens. in: Ann. sc. nat. 3. Sér. T. 15. 1851. (p. 294—297.) p. 297.
(Bombyx Polyphemus.)

1851. Leydig, Franz, Über Artemia salina u. Branchipus stagnalis. Beitrag zur anatomischen Kenntniss dieser Thiere. in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. III. 1851. (p. 280—307.) p. 297.

1851. Siebold, C. Th. v., Über die Grenzen der Zeugung durch wechselnde Generationen. in: Tagebl. d. 28. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte. Gotha, 1851. p. 28.

1851. Siebold, C. Th. v., Bemerkungen über die Lebensweise und den Haushalt der Bienen. in: Arbeit. d. schles. Ges. f. vaterl. Cultur. 29. Bd. 1851. p. 48—49.
(Generationswechsel.)

1851. Zenker, W., Physiologische Bemerkungen über die Daphnoiden. in: Müller's Arch. 1851. p. 112—121. — Transl.: Physiological remarks on the Daphnidae. in: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 1. 1853. p. 273—278.

1852. Dzierzon, Joh., Nachtrag zur Theorie und Praxis des neuen Bienenfreundes etc. Brieg, Verfasser, 1852. 8. — Ins Polnische übers. von A. Zmudzinski. Lissa, Günther, 1853. 8.

1852. Gundelach, Ferd. H. Wilh., Naturgeschichte der Honigbiene, Cassel, Bohne, 1842. 8. — Nachtrag. 1852. p. 2.
(Eierlegen von Arbeitern der Hornisse.)

1852. Reichert, K. B., Die monogene Fortpflanzung. Festschrift der med. Facult. zur Jubelfeier der Kais. Universität Dorpat am 12. u. 13. Dez. 1852. Dorpat. Gedruckt bei J. C. Schünmann's Wittwe u. C. Mattiesen. 4. (2 Tit., 150 S., 1 Bl.)
(Behandelt u. a. die Entwicklung des Aphiden und Trematoden.)

1852—54. Berlepsch, Aug. v., Apistische Briefe an Herrn Pfarrer Dzierzon. in: Eichstädt. Bienen-Ztg. 8. Bd. 1852. Extra-Beilage zu No. 21. (IV. S.) — II. ebd. 9. Bd. 1853. p. 31—36. — III. ebd. p. 42—47. — IV. ebd. p. 52—56. — V. ebd. p. 176—179. — VI. ebd. 10. Bd. 1854. p. 7—8. — VII. ebd. p. 19—21. — VIII. ebd. p. 34—35. — IX. ebd. p. 41—44. — X. ebd. p. 239—245.

1853. Burnett, W. Irvin, Researches on the development of Viviparous Aphides. in: Proc. Amer. Assoc. Ad. Sc. 7. Meet. 1853. p. 203—223. — Amer. Journ. Sc. a. Arts. 2. Ser. Vol. 17. 1854. p. 62—78; 261—262. — Ann. Mag. Nat. Hist. 2. Ser. Vol. 14. 1854. p. 81—98.

1853. Carus, J. V., System der thierischen Morphologie. Mit 97 Holzschn. Leipzig, Wilh. Engelmann, 1853. 8. (XII, 506 S.)

1853. Huxley, Th. H., Lacinularia socialis. A Contribution to the Anatomy a. Physiology of the Rotifera. in: Trans. Micr. Soc. London. N. Ser. Vol. I. 1853. p. 1—19. (Read Dec. 31, 1851.)

1853. Kipp, Die Drohne ist die männliche Biene. in: Eichstädt. Bienen-Ztg. 9. Bd. 1853. p. 174—175.
(Sphinx populi.)

1853. Leuckart, Rud., Art. Zeugung. in: Wagner's Handwörterb. d. Physiol. 4. Bd. 1853. (p. 707—1000.) p. 959.
(Gegen die Auffassung der Psychiden-Weibchen als Ammen.)

1853. Reutti, Carl, Übersicht der Lepidopteren-Fauna des Grossherzogthums Baden. in: Beitrge. zur Rhein. Naturg. Freiburg. 3. Hft. 1853. (p. 1—216.) p. 176.

1853. Wocke, M. F., Über die schlesischen Arten der Tineaceen-Gattungen Talaeporia, Solenobia, Diplodoma, Xysmatodonta, Adela, Nematois. in: Arbeit. d. schles. Ges. f. vaterl. Cultur. 1853. p. 181—183.

1854. Leydig, Franz, Zur Anatomie von Coccus Hesperidum. in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. V. 1854. p. 1—12.

1854. Siebold, C. Th. v., Zergliederung einer vom Begattungsausfluge heimgekehrten Bienenkönigin. in: Eichstädt. Bienen-Ztg. 10. Bd. 1854. p. 227—231.

1855. Berlepsch, Aug. v., Sind die Drohneneier befruchtet? (Ein Sendschreiben an C. Th. v. Siebold.) in: Eichstädt. Bienen-Ztg. 11. Bd. 1855. p. 73—82.

1855. Leuckart, Rud., [Bericht über Zergliederung einer unbefruchtet ein- und durchgewinterten Bienenkönigin]. in: Eichstädt. Bienen-Ztg. 11. Bd. 1855. 127—129.

1856. Cornalia, Emilio, Monografia del Bombice del Gelso (Bombyx mori). in: Mem. Istit. lomb. sc., lett. ed arti. T. VI. 1856. (p. 3—387.) p. 212. — Auch separ.: Milano, Meiners, 1856. 4.
(Fruchtbare Eier von unbefruchteten Weibchen.)

1856. Lecoq, Henri, De la génération alternante dans les végétaux et de la reproduction de semences fertiles sans fécondation. in: Compt. Rend. T. 43. 1856. (p. 1067—1070.) p. 1069.
(Bombyx caja.)

II. Litteratur über Parthenogenesis seit dem Erscheinen von v. Siebold's erster Schrift.

1856. Siebold, C. Th. v., Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Ein Beitrag zur Fortpflanzungsgeschichte der Thiere. Leipzig, Engelmann, 1856. 8. — Ins Englische übers. u. d. Tit.: On the true Parthenogenesis in Moths and Bees, a contribution to the history of reproduction in animals. Transl. by Dallas. London, Voorst, 1857. 8. — Recherches sur la parthénogénèse proprement dite, chez les Lépidoptères et les Abeilles. (Analyse.) in: Ann. d. sc. nat. 4. Sér. Zool. T. 6. 1856. p. 193—211.

1856. Cohn, Ferd., Uber die Fortpflanzung der Räderthiere. in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. VII. 1856. p. 431—486.

1856. Filippi, F. de, Delle funzioni riproduttive negli animali in complemento all' edizione italiana del Corso elementare di Zoologia del Sig. Milne-Edwards. 2. Ediz. Milano, Vallardi, (1850) 1856. 8. p. 77.
(Die Ammen der Blattläuse werden als Weibchen in Anspruch genommen.)

1856. Frey, Heinr., Die Fortpflanzung der Insekten ohne Befruchtung u. Siebold's neueste Arbeit über diesen Gegenstand. in: Monatsschr. d. wissensch. Ver. in Zürich. 1. Jhg. 1856. p. 473—483.

1857. D[ana], J. D., On Parthenogenesis. in: Amer. Journ. Sc. a. Arts. 2. Ser. Vol. 24. 1857. 399—408.
(Referirend.)

1857. Gasparin, de, cit. in: Rapport sur le Mémoire de M. André Jean, relatif à l'amélioration des races de vers à soie. in: Compt. Rend. T. 44. 1847. (p. 276—314.) p. 291. Note 2.
(Parthenogenesis bei Bombyx mori.)

1857. Heyden, C. H. G. von, Zur Fortpflanzungsgeschichte der Blattläuse. in: Stettin. Entom. Ztg. 18. Jhg. 1857. p. 83—84.

1857. Kozubowski, A., Über den männlichen Apus cancriformis. in: Archiv. f. Naturgesch. 23. Jhg. 1857. Bd. 1. p. 312—318.

1857. Leuckart, Rud., Sur l'Arrénotokie et la Parthénogénèse des Abeilles et des autres Hyménoptères qui vivent en société. in: Bull. Acad. roy. Bruxelles. 2. Sér. T. 3. 1757. p. 200—204.

1857. Lubbock, John, An account of the two methods of reproduction in Daphnia and of the structure of the Ephippium. in: Philos. Trans. Roy. Soc. London. T. 147. 1857. p. 352—355. — Ann. Mag. Nat. Hist. 2. Ser. Vol. 19. 1857. p. 257—259.

1857. Lubbock, John, Parthenogenesis in the Articulata. in: Philos. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 147. Part 1. 1857. p. 95—99.

1857. Millière, Pierre, Création d'un genre nouveau Apterona et histoire des insectes, qui le composent. in: Ann. Soc. Linnéenne de Lyon. 2. Sér. T. 4. 1857. p. 181—202. (Gerstäcker, Bericht. Entomol. 1857. p. 5.)
(Psyche helicinella.)

1857. Wagner, Rud., Anzeige von Siebold's „Wahrer Parthenogenesis". in: Götting. Gelehrt. Anz. 20. u. 23. April 1857. p. 633—644.

1857. Westwood, J. O., [Fertile eggs of Lasiocampa quercus a. Orgyia antiqua without males]. in: Trans. Entom. Soc. London. N. Ser. Vol. IV. 1856—58. Proc. p. 37.
(Darin auch *Ingpen* genannt, welcher ein Gleiches für Psyche fusca in Stephens 'Illustrations' angiebt.)

1858. Aubert, Herm. u. F. Wimmer, Die Parthenogenesis bei Aristoteles. Geschlechts- u. Zeugungsverhältnisse der Bienen. in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. 1858. p. 507—521.

1858. Claus, C., Generationswechsel und Parthenogenesis im Thierreiche. Ein bei Gelegenheit der Habilitation gehaltener Vortrag. Marburg, Elwert, 1858. 8. (24 S.)

1858. Cohn, Ferd., Bemerkungen über Räderthiere. in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. 1858. p. 284—294.

1858. Huxley, Th. H., On the agamic reproduction and morphology of Aphis. in: Trans. Linn. Soc. London. Vol. 22. 1858—59. P. 3. p. 193—236.

1858. Küchenmeister, Friedr., Warum legt eine Bienenkönigin ein unbefruchtetes Ei in die Drohnenzelle, warum ein befruchtetes in die Arbeitszelle u. primäre Weiselwiege? in: Untertuch. z. Naturlehre (Molleschott). 3. Bd. 1858. p. 233. — Ann. Mag. Nat. Hist. 3. Ser. Vol. 2. 1858. p. 490—491.

1858. Leuckart, Rud., Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insecten. Frankfurt a. M., Meidinger, 1858. 8. — Untersuch. z. Naturlehre (Moleschott). 4. Bd. 1858. — Auszug. in: Froriep's Notizen. 1859. p. 305—310. — Eichstädt. Bienen-Ztg. 14. Bd. 1858. Nr. 20 u. 21. — Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 6. 1859. p. 102—104.

1858. Radlkofer, Ludwig, Über das Verhältniss der Parthenogenesis zu den übrigen Zeugungsarten. Eine Berichtigung der Einsprüche A. Braun's gegen meine Anschauungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Gewächse. Leipzig, Engelmann, 1858. 8. (74 S.)

1859. Barthélemy, L. A. de, Études et considérations générales sur la Parthénogénèse. in: Ann. Sc. nat. 4. Sér. Zool. T. 12. 1859. p. 307—320.

1859. Hofmann, Ottmar, Über die Naturgeschichte der Psychiden. Inaug.-Diss. Med. Facult. Erlangen. Erlangen, [Gedruckt von A. W. Schade in Berlin]. Juli 1859. 8. (Tit., 1 Bl, 54 S., m. 2 Taf.) — Auch in: Berlin. Entom. Ztschr. 4. Bd. 1860. p. 1—53.

1859. Leuckart, Rud., Die Fortpflanzung der Rindenläuse. Ein weiterer Beitrag zur Kenntniss der Parthenogenesis. in: Arch. f. Naturgesch. 25. Jhg. Bd. 1. 1859. p. 208—231. — Transl. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 3. Ser. Vol. 4. 1859. p. 321—327; 411—422.

1859. Lubbock, John, On the Ova and Pseudova of Insects. in: Philos. Trans. Roy. Soc. London. 1859. Vol. 149. Part I. p. 341—369. — Abstr. in: Proc. Roy. Soc. London. Vol. 9. 1859. p. 574. — Ann. Mag. Nat. Hist. 3. Ser. Vol. 3. 1859. p 499—506.

1859. Ormerod, Edward Latham, Contributions to the natural history of the British Vespidae. in: Zoologist. Vol. 17. 1859. p. 6641—6655. — cfr. a. Smith, Fred., Observations on Hymenopterous Papers which have appeared during the year 1859, etc. in: Entomologist's Annual f. 1860. (p. 86—95.) p. 87.

1859—60. Kirtland, J. P., Parthenogenesis in bees and moths. in: Cleveland. Med. Gaz. I. 1859—60. p. 326—329.

1860. Brühl, C. B., Über das Vorkommen einer Estheria (Isaura Joly) u. des Branchipus torvicornis in Pest. Eine vorläufige faunistische u. zugleich kritische Bemerkung etc. in: Verh. d. zool.-bot. Ges. Wien. 10. Bd. 1860. Abh. p. 115—120.
(Männchen von Apus cancriformis.)

1860. Dubowski, Bened., Commentationis de parthenogenesi specimen. Diss. inaug. Ord. Med. Berolini, typis G. Lange, 1860. 8. (40 S.)
(Negatives gegenüber der Parthenogenesis.)

1860. Graaf, H. W. de, Vlinders. Eene oude waarneming op nieuw ter sprake gebragt. in: Jaarb. k. Zool. Genootsch. Natura artis magistra. 1860. p. 159.
(Referat über Parthenogenese bei Schmetterlingen.)

1860. Leydig, Franz, Naturgeschichte der Daphniden (Crustacea Cladocera). Mit 10 Kupfertafeln. Tübingen, Laupp, 1860. 4. (IV, 252 p.) p. 58 ff.

1860. Lilljeborg, W., Beskrifning öfver tvenne märkliga Crustaceer af ordningen Cladocera. in: Öfv. K. Vet. Akad. Förh. Stockholm, 17. Årg. 1860. (1861.) p. 265—271.

1860. Smith, Fred., Observations on Hymenopterous Papers which have appeared during the years 1859; with Notes on the Captures of Rare Species which have occurred during that Period. in: Entomologist's Annual f. 1860. p. 86—95.

1860. Stone, S., Facts connected with the history of a Wasp's Nest; with Observations on Ripiphorus paradoxus. in: Trans. Ent. Soc. London. N. Ser. Vol. V. 1859—62. Proc. (f. 1860.) p. 86—87. — Zoologist. Vol. 18. 1860. p. 6832—6833; 6905—6911. — (cfr. auch Smith, Fred., in: Entomologist's Annual f. 1861. p. 39.)

1861. Jourdan, Ponte d'oeufs féconds par des femelles de ver à soie ordinaire, sans le concours des mâles. in: Compt. Rend. T. 53. 1861. p. 1093—1096.

1861. Keferstein, A., Über jungfräuliche Zeugung bei Schmetterlingen. in: Stettin. Entom. Ztg. 22. Jhg. 1861. p. 438—450.
(Theils Referat, theils neue Fälle nach Mittheilungen von Popoff an Bombyx salicis u. ochropoda, Werneburg-Witzel an Gastropacha pudibunda, Schlapp an Arctia caja.)

1862. Breyer, Des espèces monomorphes et de la parthénogénèse chez les Insectes. in: Ann. Soc. Ent. Belge. T. 6. 1862. p. 89—129.

1862. Siebold, C. Th. v., „Über Parthenogenesis." Vortrag, gehalten in der k. Akad. der Wissenschaften am 28. März 1862. München, (Franz), 1862. 4. (25 S.) — Stettin. Entom. Ztg. 23. Jhg. 1862. p. 417.
(Referirend.)

1862. Tigri, [Explication proposée pour certains cas de parthénogénie chez les vers à soie.] in: Compt. Rend. T. 55. 1862. p. 106.
(Negirend.)

1862. Wagner, Nicol., [Spontane Fortpflanzung bei Insectenlarven.] in: [Denkschrift d. kais. Kasan'schen Univers.] 1862. I. p. 25—114. — Dass. [Gutachten der Akademiker Bär, Brandt u. Owsjannikow.] in: 33. [Urtheil des Demidow'schen Preises.] (1864.) 1865. p. 238—242.
(Russisch geschrieben. — Wegen des Originaltitels s. meine Bibl. Zool. p. 1394.

1863. Baer, K. E. v., Bericht über eine neue von Prof. Wagner in Kasan an Dipteren beobachtete abweichende Propagationsform. in: Bull. Acad. imp. St. Pétersbourg. T. 6. 1863. p. 239—241. — Leopoldina. 4. Hft. 1863. p. 51—52.

1863. Cohn, Ferd., Bemerkungen über Räderthiere. III. in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. Hft. 2. 1862. p. 197—217.

1863. Girard, Maurice, Sur un fait intéressant de parthénogénie. in: Ann. Soc. Ent. France. 4. Sér. T. 3. 1863. Bull. p. XXXV.
(Attacus Cynthia)

1863. Lespès, Ch., Observations sur les fourmis neutres. (Avec 1 Pl.) in: Ann. sc. nat. 4. Sér. Zool. T. 19. 1863. p. 241—251. — Beobachtungen über die geschlechtlosen Ameisen. in: Ztschr. f. d. ges. Naturwiss. 23. Bd. 1864. p. 12—17.
(Ausgebildete Eier bei Ameisen-Arbeitern)

1863. Lubbock, John, Notes on some new or little known species of Freshwater Entomostraca. (With 1 Pl.) in: Trans. Linn. Soc. London. Vol. 24. Part II. 1868. p. 197—210.
(Apus productus ♂, p. 206.)

1863. Milne-Edwards, H., Parthénogénèse. in: Leçons sur la phys. et l'anat. comparée de l'homme et des animaux. Paris. T. VIII. 1863. p. 375 ff.

1863. Schaum, H., Über Parthenogenesis. in: Berlin. Entom. Ztschr. 7. Bd. 1863. p. 93—94.
(Negirend. — Zwitter.)

1863. Wagner, Nicolas, Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Insectenlarven. (M. 2 Taf.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII. Hft. 4. 1863. p. 513—527.

1864. Claus, C., Beobachtungen über die Bildung des Insecteneies. (M. 1 Taf.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV. Hft. 1. 1864. p. 42—54.
(Die Keime der viviparen Blattläuse sind Eier, die sich parthenogenetisch entwickeln.)

1864. Loew, H., Bericht über die lebendig gebärenden Dipteren-Larven, welche in den letzten Jahren beobachtet worden sind. in: Berlin. Entom. Ztschr. 8. Bd. 1864. p. V—X.

1864. Meinert, Fr., Miastor metraloas yderligere oplysning om den af Prof. Nic. Wagner nyligt beskrevne insektlarve, som formerer sig ved spiredannelse. in: Naturhist. Tidsskr. 3. R. 3. Bd. 1864—65. p. 37—43.

1864. Meinert, Fr., Om larvespirernes oprindelse i Miastor-larven. in: Naturhist. Tidsskr. 3. R. 3. Bd. 1864—65. p. 83—86.

1864. Meinert, Fr., Weitere Erläuterungen über die von Prof. Nic. Wagner beschriebene Insectenlarve, welche sich durch Sprossenbildung vermehrt. Aus dem Dänischen mit Bemerkungen übersetzt von C. Th. v. Siebold. in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV. 1864. p. 394—399.

1864. Osten-Sacken, R., Über den wahrscheinlichen Dimorphismus der Cynipiden-Weibchen. in: Stettin. Entom. Ztg. 25 Jhg. 1864. p. 409—413.
(Mittheilung nach Walsh.)

1864. Pagenstecher, Alex., Die ungeschlechtliche Vermehrung der Fliegenlarven. (Mit 2 Taf.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV. Hft. 4. 1864. p. 400—416. — Verh. d. naturhist. Ver. Heidelberg. 3. Bd. (1862—65.) 1865. p. 157.

1864. Walsh, Benj. D., On Dimorphism in the Hymenopterous genus Cynips; with an Appendix, containing hints for a new classification of Cynipidae, etc. in: Proc. Ent. Soc. Philad. Vol. 2. (1863—4.) 1864. p. 443—500. — Abstr. in: Amer. Journ. Sc. a. Arts. 2. Ser. Vol. 38. 1864. p. 130—131. — Ann. Mag. Nat. Hist. 3. Ser. Vol. 14. 1864. p. 400.
(Cynips aciculata — spongifica.)

1865. Baer, K. E. v., Über Prof. Nic. Wagner's Entdeckung von Larven, die sich fortpflanzen, Herrn Ganin's verwandte u. ergänzende Beobachtungen u. über die Paedogenesis überhaupt. (M. 1 Kpfrtaf. zu Hrn. Ganin's Beobachtungen.) in: Bull. de l'Acad. imp. St.-Pétersbourg. T. 9. 1866. p. 64—137. — Mélanges biol. tirés du Bull. de l'Acad. imp. St.-Pétersbourg. T. 5. 1865. p. 203—308.

1865. Eaton, A. E., Parthenogenesis in Orgyia antiqua. in: Entomologist's Monthl. Mag. Vol. 2. 1865—6. p. 188.

1865. Ganin, M., Neue Beobachtungen über die Fortpflanzung der viviparen Dipterenlarven. (M. 1 Taf.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XV. Hft. 4. 1865. p. 375—390.

1865. Gerstäcker, A., Uber die Fortpflanzungsweise von Miastor. in: Sitzber. d. Ges. naturf. Freunde. Berlin, Mai 1865. p. 10.

1865. Gerstäcker, A., Über die Artgrenzen der Honigbiene. Bestätigung der Parthenogenesis bei den Honigbienen. in: Reichert u. Du Bois R.'s Arch. f. Anat. 1865. p. 762—764.

1865. Gerstäcker, A., Über die ägyptische Biene u. die Bestätigung der Parthenogenesis durch dieselbe. in: Sitzber. d. Ges. naturf. Freunde. Oct. 1865. p. 17—18.

1865. Gerstäcker, A., Mittheilungen über die Akklimatisation der ägyptischen Biene, Apis fasciata, u. durch Paarung mit der deutschen gewonnenen wissenschaftlichen Resultate. in: Ztschr. f. Akklimat. N. F. 3. Bd. 1865. p. 311—312.

1865. Leuckart, R., Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyienlarven. (M. 1 Taf.) in: Arch. f. Naturgesch. 31. Jhg. 1. Bd. 1865. p. 286—303. — On the Asexual Reproduction of Cecidomyide Larvae. (With 1 Pl.) in: Ann. Mag. Nat. Hist. 3. Ser. Vol. 17. 1866. p. 161—173.

1865. Löw, H., Notiz über die neuere, die lebendig-gebärenden Dipteren-Larven betreffende Publikation. in: Berlin. Entom. Ztschr. 9. Bd. 1865. p. 270.
(Die Wagner'sche Art steht nahe der Gattung Heteropeza, noch mehr der im Bernstein erhaltenen Monodicrana, und ist sicher der Gattung, wahrscheinlich auch der Art nach identisch mit Miastor metraloas, Meinert.)

1865. Mecznikoff, El., Über die Entwicklung der Cecidomyienlarven aus dem Pseudovum. Vorl. Mitth. in: Arch. f. Naturgesch. 31. Jhg. 1. Bd. 1865. p. 504—310.

1865. Menzel, A., Über die Geschlechtsverhältnisse der Bienen im Allgemeinen u. über die Befruchtung der Königin; über Parthenogenesis. in: Schweizer Seidenbau- und Bienenztg. 1863. p. 13—14; 27—28; 43—44. — Mitth. d. Schweiz. Entom. Ges. 1. Bd. 1865. No. 2. p. 15—30.

1865. Pitra, Josef, Gegen die Parthenogenesis bei der Biene. in: Eichstädt. Bienen-Ztg. 21. Bd. 1865. p. 75—80.

1865. Reinhard, H., Die Hypothesen über die Fortpflanzungsweise bei den eingeschlechtlichen Gallwespen. in: Berlin. Entom. Ztschr. 9. Bd. 1865. p. 1—13.
(Gegen die Annahme eines Dimorphismus der Weibchen.)

1865. Wagner, Nicol., Über die viviparen Gallmückenlarven. (Aus einem Schreiben an Prof. C. Th. v. Siebold.) (M. 1 Taf.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XV. Hft. 1. 1865. p. 106—117.

1865. Wagner, Nicol., Meinert, Pagenstecher et Ganin, Observations sur la reproduction parthénogénésique chez quelques larves d'Insectes diptères. in: Ann. Sc. nat. 5. Sér. Zool. T. 4. 1865. p. 259—291.

1866. Balbiani, G., Sur la reproduction et l'embryogénie des Pucerons. (Extr. par l'auteur.) in: Compt. Rend. T. 62. 1866. p. 1231—1234; 1285—1289; 1390—1394. — Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 3. Année. 1866. p. 449—464. — On the Reproduction and Embryogeny of Aphides. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 3. Ser. Vol. 18. 1866. p. 62—69; 106—109.

1866. Carus, C. G., Professor Nicolai Wagner's in Kasan Entdeckung von Insekten-Larven, die sich fortpflanzen. in: Leopoldina. 5. Hft. 1865. (Jan., Febr., März 1866.) p. 95—97.

1866. Claus, C., Über das bisher unbekannte Männchen von Psyche helix. in: Marburger Sitzber. 1866. p. 5—8. — Stettin. Entom. Ztg. 27. Jhg. 1866. p. 358—360. — Über das Männchen der Psyche helix (helicinella) nebst Bemerkungen über die Parthenogenese der Psychiden. (M. 1 Taf.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII. Hft. 3. 1867. p. 470—479.

1866. Eaton, A. E., Agamogenesis in Orgyia antiqua. in: Entomologist. Vol. 3. 1866—7. p. 104

1866. Gerstäcker, A., Fortpflanzungsfähige Insektenlarven. in: Ergänzungsbl., herausgegeb. v. Bibliograph. Instit. Hildburghausen. I. 1866. p. 675.
(Referirend.)

1866. Häckel, Ernst. Generelle Morphologie der Organismen. 2. Band. Berlin, Reimer, 1866. Lex. 8.
('Monosporogonia regressiva.')

1866. Kessler, Herm. Fr., Die Lebensgeschichte von Ceutorhynchus sulcicollis Gyllemhal u. Nematus ventricosus Klug. Beitrag zur Kenntniss u. Vertilgung schädlicher Garteninsecten. Kassel, Krieger'sche Buchhdl., 1866. 8. (65 S.)

1866. Kornhuber, G. A., Generationswechsel u. Parthenogenesis im Thierreich. in: Schrift. z. Verbr. naturwiss. Kenntn. Wien. 5. Bd. (1864/65.) 1866. p. 341—376. — Alternate Generation and Parthenogenesis in the Animal Kingdom. Translated. in: Smithson. Report f. 1871. (1873.) p. 235—247.
(Referirend.)

1866. Lereboullet, A., Observations sur la génération et le développement de la Limnadie de Hermann (Limnadia Hermanni Ad. Brongn.). (Avec 1 Pl.) in: Ann. Sc. nat. 5. Sér. Zool. T. 5. 1866. p. 283—308.

1866. Mecznikow, Elias, Über die Entwicklung der viviparen Cecidomyienlarven, nebst Bemerkungen über den Bau u. die Fortpflanzung derselben. in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI. Hft. 4. 1866. p. 407—421.

1866. Schönfeld, Für die Parthenogenesis. in: Eichstädt. Bienen-Ztg. 22. Bd. 1866. p. 121—125.
(Gegen Pitra.)

1866. Siebold, C. Th. v., Ein Wort über die ägyptischen wahren Drohnenmütter. in: Eichstädt. Bienen-Ztg. 22. Bd. 1866. p. 8—9.
(Leeres receptaculum seminis bei Drohnenbrütigkeit.)

1866. Vogel, Friedr. Wilh., Die ägyptische Biene. III. in: Eichstädt. Bienen-Ztg. 22. Bd. 1866. p. 5—8.

1866. Bessels, Emil, Die Landois'sche Theorie widerlegt durch das Experiment. (Offenes Sendschreiben an C. Th. v. Siebold.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XVIII. Hft. 1. 1867. p. 124—141.

1867. Claparède, Ed., Notes sur la reproduction des pucerons. in: Ann. Sc. nat. 5. Sér. Zool. T. 7. 1867. p. 21—29.

1867. Gerstäcker, A., Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. 5. Bd. Gliederfüssler. 4. Lfg. 1867. p. 164—177.
(Parthenogenesis.)

1867. Landois, H., Über das Gesetz der Entwicklung der Geschlechter bei den Insekten. (Vorl. Mitth.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII. Hft. 2. 1867. p. 375—379. — Ref. in: Schrift. d. k. phys.-ökon. Ges. Königsberg. 8. Jhg. 1867. Sitzber. p. 19. — Abstr. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 3. Ser. Vol. 19. 1867. p. 224. — Note sur la loi du développement sexuel des Insectes. in: Compt. Rend. T. 64. 1867. p. 222—224.

1868. Müller, P. E., Bidrag til Cladocerernes Fortplantnings-historie. in: Forh. Skandin. naturf. 10. Mode. Christiania. (1868). 1869. p. 530—540. — (Med 1 Tab.) in: Naturhist. Tidssk. 3. Raek. 5. Bd. 1868—69. p. 295—354 — Les Cladocères du Danemark et Contribution à l'historie de la reproduction des Cladocères Extrait. in: Arch. Sc. phys. et nat. Genève. N. Pér. T. 37. 1870. p. 357—372.

1868. Müller, P. E., Danmarks Cladocera. (Med 6 Tab.) in: Naturhist. Tidsskr. 3. Raek. 5. Bd. 1868—69. p. 53—240; 355—356.

1868. Plateau, Études sur la Parthénogénèse. Thèse inaug. Gand. 1868.

1868. Weijenbergh, H., Eenige entomologische aanteekeningen. in: Tijdschr. v. Entom. Deel XI. 1868. p. 87—91.
(S. Solenobia triquetrella.)

1869. Balbiani, G., Mémoire sur la génération des Aphides. (Avec 1 Pl.) in: Ann. Sc. nat. 5. Sér. Zool. T. 11. 1869. p. 5—89. — Suite. (Avec 1 Pl.) ibid. T. 14. 1870. art. 2; 9. — Suite ibid. T. 15. 1872. art. 1; 4. — Biblioth. de l'école des hautes études. Sect. sc. nat. T. 3. 1870. art. 2; T. 4. 1871. art. 2—4.
(Enthält eine historische Einleitung.)

1869. Hensen, V., Über eine Züchtung unbefruchteter [Kaninchen]-Eier. in: Medic. Centralbl. 7. Jhg. 1869. p. 403—404.

1869. Hofmann, Ottmar, Beiträge zur Kenntniss der Parthenogenesis. in: Stett. Entom. Ztg. 30. Jhg. 1869. p. 299—303.
(Solenobia triquetrella u. pineti.)

1869. Nix, Arthur P., Agamic Reproduction of Sphinx ligustri. in: Entomologist. Vol. 4. 1868—9. p. 323.

1869. Siebold, C. Th. v., Über Pädogenesis bei Strepsipteren. in: Tagebl. d. 42. Vers. deutsch. Naturf. 1869. p. 145—146. — Stettin. Ent. Ztg. 31. Jhg. 1870. p. 243—244; 306. — Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XX. Hft. 2. 1870. p. 243—247.

1869. Siebold, C. Th. v., [Über Parthenogenesis bei Polistes.] in: Tagebl. d. 42. Vers. deutsch. Naturf. 1869. p. 71—72.

1869. Signoret, V., Phylloxera vastatrix, Hémiptère-homoptère de la famille des Aphidiens, cause prétendue de la maladie actuelle de la vigne. (Avec 1 Pl.) in: Ann. Soc. Ent. France. 4. Sér. T. 9. 1869. p. 549—596.

1870. Bassett, H. F., Note on Dimorphism of American Cynipidae, etc. in: Entomologist's Monthl. Mag. Vol. 7. 1870—71. p. 38—39.

1870. Curò, A., Della partenogenesi frai Lepidotteri. in: Atti Soc. ital. sc. nat. Vol. 13. 1870. p. 27—32.
(Referirend, aber auch nach mündlicher Mittheilung von Ghiliani Parthenogensis bei Arctia villica.)

1870. Grimm, Oscar, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung einer Chironomus u. deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Eie. (M. 3 Taf.) in: Mém. Acad. imp. St. Pétersbourg. 7. Sér. T. 15. 1870. no. 8. (24 S.) — Auch separ.: Leipzig, Voss, 1870. imp. 4. — On the agamic reproduction of a species of Chironomus, and its development from the unfecundated egg. (With 1 Pl.) in: Ann. Mag. Nat. Hist. 4. Ser. Vol. 8. 1871. p. 31—45; 106—115. — Note sur les Chironomus. in: Horae Soc. Ent. Ross. T. 9. (1872.) 1873. Bull. p. VII—IX.
(Diese Abhandlung erschien zuerst in russischer Sprache. — Die Original-Titel s. in meiner Bibl. Zool. p. 1703.)

1870. Kraatz, G., Siebold's Beobachtungen über Parthenogenesis bei Polistes gallica, sowie über Pädogenesis der Strepsipteren. in: Berlin. Entom. Ztschr. 14. Bd. 1870. p. 47—48.
(Referat.)

1870. Maasen, J. P., Muthmassliche Anzahl der Schmetterlinge, resp. Bemerkungen zu den Betrachtungen des Gerichtsraths Keferstein. in: Stettin. Entom. Ztg. 31. Jhg. 1870. p. 49—62.
(Orgyia ericae.)

1870. Mäklin, Fr. W., Om parthenognnesis eller jungfrulig fortplantning hos Polistes gallica. in: Öfv. Finsk. Vet. Soc. Forh. XII. (1869—70.) 1870. p. 112—118.
(Referat nach Siebold.)

1870. Munn, [Notes on the development of the larva of honey-bee.] in: Trans. Ent. Soc. London. 1870. Proc. p. XXIV—XXVIII.
(Negirend.)

1870. **Passavant**, Th., Parthenogenesis bei dem „Bürstenbinder“, Orgyia antiqua. in: Zool. Garten. 11. Jhg. 1870. p. 328—331.

1870. **Signoret**, V., [Quelques faits nouveaux se rapportant à l'histoire de la Phylloxera vastatrix.] in: Ann. Soc. Ent. France. 4. Sér. T. 10. 1870. Bull. p. LX—LXI; LXXIII—LXXVI.

1870. **Weijenbergh**, H., Quelques observations de Parthénogénèse chez les Lépidoptères. in: Arch. néerl. sc. exact. et nat. T. 5. 1870. p. 258—264. — Ref. von **Dohrn**, Aus Parthenogonien. in: Stettin. Entom. Ztg. 32. Jhg. 1871. p. 28. — Ref. von **Giebel**. in: Ztschr. f. d. ges. Naturwiss. 37. Bd. 1871. p. 99.
(Liparis dispar; Gastropacha potatoria.)

1871. **Curò**, Antonio, Cenni intorno ad alcuni sperimenti istituiti allo scopo di tentare la verificazione dei casi di partenogenesi presso il bombice del moro. in: Atti Soc. ital. sc. nat. Vol. 14. 1871. p. 112—115.

1871. **Hartmann**, Aug., Die Kleinschmetterlinge der Umgebung Münchens und eines Theiles der bayerischen Alpen. München, Franz, 1871. 8. (96 S.)
(p. 10: Solenobia triquetrella u. lichenella.)

1871. **Siebold**, C. Th. v., Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. (Mit 2 Taf.) Leipzig, Engelmann, 1871. 8. (VIII, 239 S.) — Sulla partenogenesi negli Artropodi. Estratto. in: Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 4. 1872. p. 121—129; 215—225.

1871. **Siebold**, C. Th. v., Über Parthenogenesis. in: Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. München. I. Bd. 1871. p. 232—242.
(Besprechung seines Buches.)

1871. **Siebold**, C. Th. v., Sulla partenogenesi del Bombyx mori. Lettera alla Società entomologica italiana in: Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 3. 1871. p. 411—412. — Atti e Mem. IV. Congresso bacol. intern. Rovereto. 1873. p. 599—601.

1872. **Brauer**, Frdr., Beiträge zur Kenntniss der Phyllopoden. (M. 1 Taf.) in: Wiener Sitzber. Math.-naturw. Cl. 65. Bd. 1. Abth. 1872. p. 279—211. — Auch separ.: Wien, (Gerold's Sohn), 1872. Lex. 8. (13 S.)
(Aus **befruchteten** Apus-Eiern entstehen Männchen.)

1872. **Brischke**, G., Beitrag zur Parthenogenesis (Nematus pavidus). in: Schrift. d. naturf. Ges. Danzig. N. F. 3. Bd. 2. Hft. 1872. (no. 7. p. 9.)

1872. **Curò**, Antonio, Ancora della partenogenesi del Bombyx mori. Lettera. in: Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 4. 1872. p. 276—278.

1872. **Derbès**, Note sur les Aphidiens du Pistacier Térébinthe. in: Ann. Sc. nat. 5. Sér. Zool. T. 15. 1872. art. 8.

1872. **Ebert**, (G. R.), Über die Stellung der Parthenogenesis zu den übrigen Fortpflanzungsarten und die verschiedenen Arten von Parthenogenesis nach den Darstellungen von Dr. Georg Seidlitz in Dorpat. in: Sitzber. d. Ges. Isis. Dresden. Jhg. 1872. (1873.) p. 108.

1872. **Gerstäcker**, A., Über eine knollenförmige Galle d. Cynips quercus radicis Fab. in: Sitzber. d. Ges. naturf. Freunde. Berlin. April 1872. p. 43—44.
(Agame Gallwespen.)

1872. **Gervais**, Paul, Le Phylloxera vastatrix et la maladie actuelle des vignes. in: Journ. d. Zool. (Gervais.) T. 1. 1872. 112—120. — Auszug in: Landw. Centralbl. f. Deutschland. 20. Jhg. 1872. II. Bd. p. 41—42.

1872. **Girard**, Maurice, Sur quelques faits pour servir à l'étude de la parthénogénésie. in: Ann. Soc. Ent. France. 5. Sér. T. 2. 1872. Bull. p. LXII.
(Attacus Cynthia.)

1872. **Oellacher**, Die Veränderungen des unbefruchteten Keimes des Hühnereies im Eileiter und bei Bebrütungsversuchen. (M. 3 Taf.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 2. Hft. 1872. p. 181—234.

1872. Seidlitz, G., Die Parthenogenesis u. ihr Verhältniss zu den übrigen Zeugungsarten im Thierreiche. Leipzig, Bidder, 1872. 8. (31 S.)

1872. Siebold, Carlo de, Intorno alla partenogenesi riconosciuta nelle farfalle da antichi Italiani. Notizia. in: Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 4. 1872. p. 384—388.

1872. Ulivi, P. Giotto, Esame critico delle teorie sulla partenogenesi delle api. in: Industriale ital., Rivista agricola industr. e commerc. d'Italia. Anno VI. 1872. p. 144—152. — Rivista d'Agricolt. (Rusconi) Anno IV. 1872. p. 61—76. — Auch separ.: Forlì, Febo Gherardi edit., 1872. 8. (Tit., 9 p.) — Extr. in: Pet. Nouv. Ent. Vol. 1. No. 61. 1872. p. 245. — Examen critique des theories sur la parthénogénèse des abeilles. (Trad par C. Kanden.) in: L'Apiculteur. 24. Année 1880. p. 52—56; 76—79; 139—143; 173—176; 205—207.

1872. — Il volo d'amore e la partenogenesi delle api. in: Agricoltore di Lucca. Anno VIII. 1872. p. 101—107. — Bollett. Comizio agrar. di Rovigo. Anno III. 1872. p. 100—110. — Industriale ital. Anno VI. 1872. p. 202—205.

1872. — Ancora sul volo d'amore e sulla partenogenesi delle api. Replica al Sig. Bossi-Fedrigotti Filippo di Rovereto. in: Agricoltore di Lucca. Anno VIII. 1872. p. 197—204.
(Noch verschiedene andere Schriften dieses Autors, welche sich gegen die Parthenogenesis wenden, s. in meiner Bibl. Zool. 3. Bd. 1890. p. 2345—2346.)

1873. Balbiani, G., Sur la reproduction du Phylloxera du chêne. in: Compt. Rend. T. 77. 1873 p. 830—834; 884—890. — Observations sur la reproduction du Phylloxera du chêne. in: Biblioth. de l'école des hautes études. Sect. sc. nat. T. 9. 1874. art. 7. — Ann. Sc. nat. 5. Sér. Zool. T. 19. 1874. art. 12.

1873. Bassett, H. F., On the habits of certain gall insects of the genus Cynips. in: Canad. Entomologist. Vol. 5. 1873. p. 91—94. — Entomologist. Vol. 6. 1872—3. p. 448—452. — Abstr. in: Trans. Ent. Soc. London. 1873. Proc. f. 1873. p. XV—XVI. — Amer. Naturalist. Vol. 8. 1874. p. 563.

1873. Perty, Maxim., Über Parthenogenesis im Thierreiche. in: Mitth. d. naturf. Ges. Bern. (1873.) 1874. Abh. p. 71—85.
(Referirender Vortrag.)

1873. Riley, V., Controlling sex in Butterflies. in: Amer. Naturalist. Vol. 7. 1873. p. 513—521.
(p. 519 werden Bassett's Beobachtungen über Generationswechsel bei Cynipiden citirt.)

1873. Siebold, C. Th. v., Nuove osservazioni sulla partenogenesi del Bombyx mori Lin. in: Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 5. 1873. p. 271—273.

1873. Siebold, C. Th. v., Uber Parthenogenesis der Artemia salina. in: Sitzber. d. math.-phys. Cl. d. bayerisch. Akad. d. Wiss. München. 3. Bd. 1873. p. 168—196.

1873. Signoret, V., Du Phylloxera et de son évolution. in: Compt. Rend. T. 77. 1873. p. 343 —346. — Extr. in: Act. Soc. Linn. de Bordeaux. T. 29. (3. Sér. T. 9.) 1873. p. LXXXVIII —LXXXIX.

1873. Verson, E., Sulla partenogenesi nel Bombice del gelso. in: Annuario R. Staz. bacol. sperim. Padova. 1873. p. 45. — Rivista settim. di bachicolt. Anno V. 1873. p. 121—122

1874. Balbiani, G., Sur l'existence d'une génération sexuée hypogée chez le Phylloxera vastatrix in: Compt. Rend. T. 79. 1874. p. 991—993.

1874. Balbiani, G., Observations sur la réproduction du Phylloxera de la vigne. in: Compt Rend. T. 79. 1874. p. 1371—1384.

1874. Berg, C., El bicho de cesto. in: Bolet. Acad. nac. cienc. exact. Córdova. T. 1. 1874. p. 81 —95. — Über bicho canastro (Oiketicus Kirbyi Guild). in: Stettin. Ent. Ztg. 35. Jhg. 1874. p. 230—237. — Auszug. in: Entom. Nachricht. 1. Jhg. 1875. p. 190—193.
(Exceptionelle Thelytokie bei dieser Psychide.)

1874. **Forel**, Aug., Les fourmis de la Suisse etc. (Avec 2 Pl.) in: Neue Denkschr. d. allg. Schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw. 26. Bd. 1874. (480 S.) — Auch separ.: Zürich, (Basel, Genève), Georg, 1874. gr. 4. (IV, 457 S.)
(p. 228.)

1874. **Leuckart**, Rud., Die Fortpflanzung der Blatt- und Rindenläuse. in: Mitth. landw. Inst. Leipzig. (Blomeyer.) 1. Hft. 1874. p. 116—148.

1874. **Siebold**, Carlo de, Novella lettera sulla partenogenesi del Bombyx mori Lin. all' ingegnere signor Antonio Curò. in: Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 6. 1874. p. 219—224. — Sulla partenogenesi del Bombyx mori. in: Bollett. di Bachicolt. Padova. Anno I. 1874. p. 97—102. — Rivista settim. di bachicolt. Anno V. 1873. p. 178; Anno VI. 1874. p. 145—146. — La Sericoltura. Firenze. 2. Ser. Anno III. 1874. p. 149—151; 157—159.

1874. **Ulivi**, P. Giotto, La partenogenesi e semipartenogenesi delle api. Firenze e Roma, tipografia Cenniniana, 1874. 8. (24 p.) — La parthénogénèse et la semiparthénogénèse des abeilles. (Trad. par C. **Kanden**.) in: L'Apiculteur. 23. Année. 1879. p. 173—176; 237—240; 275—279.

1875. **Kurz**, Wilh., Dodekas neuer Cladoceren nebst einer kurzen Übersicht der Cladocerenfauna Böhmens. (M. 3 Taf.). in: Wiener Sitzber. Math.-naturw. Cl. 70 Bd. 1. Abth. 1875. p. 7—88. — Auch separ.: Wien, (Gerold's Sohn), 1876. Lex. 8. (82 S.)
(Züchtung von Männchen durch Wasserentziehung.)

1875. **Lichtenstein**, Jules, Zur Biologie der Gattung Phylloxera. in: Stettin. Entom. Ztg. 36. Jhg. 1875. p. 355—360.

1875. **Nitsche**, H., Über die Eintheilung der Fortpflanzungsarten im Thierreich und die Bedeutung der Befruchtung. in: Sitzber. d. naturf. Ges. Leipzig. 2. Jhg. 1875. p. 88—96.

1875. **Sales-Girons**, Sur la parthénogénèse ou la génération virginale des insectes. in: Rev. méd. franç. et étrang. Paris. 1875. I. p. 137—141.

1875. **Schmankewitsch**, W. J., Über das Verhältniss der Artemia salina Milne Edw. zu Artemia Milhausenii Milne Edw. und das Genus Branchipus Schäff. (M. 1 Taf.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. Suppl. 1875. p. 103—116. — Ausserdem vielfach übersetzt und referirt. (cfr. Bibl. Zool. II. p. 1209—1210.)

1876. **Balbiani**, G., Sur la parthénogénèse du Phylloxera, comparée à celle des autres Pucerons. in: Compt. Rend. T. 83. 1876. p. 205—209.

1876. **Balbiani**, G., Mémoire sur la reproduction du Phylloxera du chêne. in: Mém. présent. par divers savants à l'Acad. d. sc. de France. Sc. math. et phys. T. 22. 1876. (21 p.)

1876. **Goossens**, Th., Expériences sur la reproduction consanguine de la Lasiocampa pini. in: Ann. Soc. Ent. France. 5. Sér. T. 6. 1876. p. 429—432. — Reproduzione tra consanguinei nella Lasiocampa pini. Estratto. in: Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 9. 1877. p. 347—348.
(Parthenogenesis bei Lasiocampa pini.)

1876. **Greeff**, R., Über den Bau und die Entwickelung der Echinodermen. 5. Mitth. in: Marburger Sitzber. 1876. — 1. Parthenogenesis bei den Seesternen [Asteracanthion rubens]. p. 83—85.
(Entwicklung bis zur Blastula.)

1876. **Inglis**, D., On the various modes of generation, especially parthenogenesis. in: Detroit Rec. Med. a. Pharm. XI. 1876. p. 67—74.

1876. **Siebold**, C. Th. v., Über die in München gezüchtete Artemia fertilis aus dem grossen Salzsee von Utah. in: Verh. d. Schweiz. naturf. Ges. Basel. 59. Vers. (1876.) 1877. p. 267—280.

1876. **Susani**, G. e E. **Bettoni**, Della partenogenesi nel baco da seta. in: Bollett. di bachicolt. Padova. 1876. p. 64—96.

1876. Weismann, Aug., Zur Naturgeschichte der Daphniden. I. Über die Bildung von Wintereiern bei Leptodora hyalina. (Mit 3 Taf.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVII. Hft. 1. 1876. p. 51—112. — Auch separ.: Leipzig, Engelmann, 1876. 8. (64 S.)

1876—77. Lichtenstein, Jules, Weitere Beiträge zur Geschichte der Phylloxera. in: Stettin. Entom. Ztg. 37. Jhg. 1876. p. 231—232; 386—388; 38. Jhg. 1877. p. 71—75.

1877. Adler, H., Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden. in: Deutsche Entom. Ztschr. 21. Bd. 1877. p. 209—248. — Auszug in: Entom. Nachricht. 3. Jhg. 1877. p. 151—154. — Heterogeny in the Gallflies. (Abstr.) in: Popul. Sc. Review. N. Ser. Vol. 1. 1877. p. 325.

1877. Bassett, H. F., Agamic reproduction among the Cynipidae. in: Proc. Amer. Assoc. Adv. Sc. 26. Meet. (1877.) 1878. p. 302—306.

1877. Dalla Torre, Karl v., Entomologische Beobachtungen. in: Entom. Nachricht. 3. Jhg. 1877. p. 33—37; 117—119.

(p. 36: Parthenogenesis bei Smerinthus populi.)

1877. Dewitz, H., Über Bau und Entwickelung des Stachels bei Ameisen. (M. 1 Taf.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVIII. Hft. 4. 1877. p. 527—556.

(Die Arbeiter sollen regelmässig Eier legen.)

1877—88. Fletcher, J. E., Note on Dimorphism and alternation of generations in Cynipidae. in: Entomologist's Monthl. Mag. Vol. 14. 1877—8. p. 265. — Additional notice. ibid. Vol. 15. 1878—9. p. 12.

(Neuroterus numismatis. — Spathegaster vesicatrix.)

1877—79. Weismann, Aug., Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. Th. II—VII. (Mit 12 Taf.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVIII. Hft. 1 u. 2. 1877. p. 93—254; Bd. XXX. Suppl. Hft. 1. 1878. p. 123—164; Bd. XXXIII. Hft. 1 u. 2. 1879. p. 55—264. — Auch separ. (mit obiger Abh. (1876) als Th. I zusammen): Leipzig, Engelmann, 1876—79. 8. (XVI, 486 S.)

1878. Balbiani, (G.), La parthénogénèse. (Avec grav.) in: Journ. de microgr. Paris. 2. Année. 1878. p. 53—60.

1878. Cameron, P., On Parthenogenesis in the Tenthredinidae, and alternation of generations in the Cynipidae. in: Entomologist's Monthl. Mag. Vol. 15. 1878—9. p. 12—13. — Parthenogenesis einer Blattwespe. [Poecilosoma pulveratum.] Auszug. in: Entom. Nachricht. 4. Jhrg. 1878. p. 188.

1878. Girard, M., Sur les pontes des abeilles. in: Compt. Rend. T. 87. 1878. p. 755—756. — Ann. Soc. Ent. Franc. 5. Sér. T. 8. 1878. Bull. p. CXLI—CXLII. — Bull. de l'apicult p. la Suisse romande. 1. Année. 1879. p. 38—39.

(Gegen die Dzierzon'sche Theorie.)

1878. Huxley, Thomas H., Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Autorisirte deutsche Ausgabe von J. W. Spengel. Mit 179 Holzschn. Leipzig, Wilh. Engelmann, 1878. 8. (XIV, 618 S.)

(Wünscht den Ausdruck Parthenogenesis beschränkt auf die Fälle, wo das sich fortpflanzende Thier ein vollkommenes Weibchen im Gegensatz zu solchen mit unvollkommenen Geschlechtsorganen ist. p. 392.)

1878. Perez, J., Mémoire sur la ponte de l'abeille reine et la théorie de Dzierzon. in: Ann. Sc. nat. 6. Sér. Zool. T. 7. 1878. art. 18. (22 p.) — Auch separ.: Paris, impr. Martinet, 1879. 8. (22 p.) — Observations sur la parthénogénèse de l'abeille-reine, infirmant la théorie de Dzierzon. in: Act. Soc. Linn. de Bordeaux. T. 32. (4. Sér. T. 2.) 1878. p. LXV. — On the oviposition of the Queen-Bee and Dzierzon's Theory. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 5. Ser. Vol. 2. 1878. p. 428—429.

1878. Perez, J., Sur la ponte de l'abeille reine et la théorie de Dzierzon. in: Compt. Rend. T. 87. 1878. p. 408—410. — Les Mondes. T. 47. 1878. p. 176. — Revue scientif. 8. Année. T. 15. 1878. p. 287. — L'Apiculteur. 22. Année. 1878. p. 344—346. — Bull. d'apicult. p. la Suisse romande. 1. Année. 1879. p. 36—37. — Bull. Soc. d'apicult. de la Gironde. 2. Année. 1878. p. 171—188. — Auch separ.: Bordeaux, impr. typogr. de J. Durand, 1878. 8. (20 p.)
(Gegen Girard.)

1878. Sanson, A., Note sur la parthénogénèse chez les abeilles. in: Ann. Sc. nat. 6. Sér. Zool. T. 7. 1878. art. 19. (14 p.) — Compt. Rend. T. 87. 1878. p. 659—661. — Bull. d'apicult. p. la Suisse romande. 1. Année. 1879. p. 37—38. — On Parthenogenesis in Bees. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 5. Ser. Vol. 2. 1878. p. 497—498.

1878. Whitman, C. O., Über die Embryologie von Clepsine. in: Zool. Anzeiger. 1. Jhg. 1878. p. 5—6. — The Embryology of Clepsine. An Inaugural Dissertation. Leipzig. in: Quart. Journ. Micr. Sc. N. Ser. Vol. 18. 1878. p. 215—315.
(Möglichenfalls Parthenogenesis bei Clepsine.)

1879. Fabre, J. H., Étude sur les moeurs et la parthénogénèse des Halictes. in: Ann. Sc. nat. 6. Sér. Zool. T. 9. 1879. art. 4. (27 p.) — Extr. in: Compt. Rend. T. 89. 1879. p. 1079—1081.

1879. Grobben, C., Die Entwickelungsgeschichte der Moina rectirostris. Zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Anatomie der Phyllopoden. in: Arb. a. d. Zool. Inst. Wien u. Triest. T. II. Hft. 2. 1879. (66 p.)
(Darin: Theoretische Betrachtungen 3 u. 4. p. 44—49. — Die Entstehung der Cercarien wird aus parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern abgeleitet.)

1879. Karsch, F., Parthenogenesis u. Dimorphismus der Gallwespen. (Auszug aus Adler's Arbeit.) in: Naturforscher (Sklarek). 1879. p. 94—96.

1879. Osborne, J. A., Parthenogenesis in a beetle. in: Nature. Vol. 20. 1879. p. 430; Vol. 22. 1880. p. 509—510. — Parthenogenesis bei Käfern. [Auszug.] in: Entom. Nachricht. 7. Jhg. 1881. p. 31—32.

1879. Pearce, W. G., Parthenogenesis in a Moth. [Liparis dispar.] in: Entomologist. Vol. 12. 1879. p. 229—230.

1879. Perez, J., Reflexion sur les observations de M. Matter, de Payerne (Suisse), à propos de la théorie de Dzierzon. in: Act. Soc. Linn. de Bordeaux. T. 33. (4. Sér. T. 3.) 1879. p. VI. — La théorie de Dzierzon in: Bull. Soc. d'apicult. de la Gironde. 3. Année. 1879. p. 92—99; 4. Année. 1880. p. 122—128; 175—178; 187—192. — La théorie de Dzierzon et les ouvrières pondeuses. Réponse à M. Vinney. in: L'Apiculteur. 23. Année. 1879. p. 38—40. — The theory of Dzierzon. in: Amer. Bee Journ. Vol. 15. 1879. p. 325—326.

1879. Stein, Rich. v., Ein neuer Fall von Parthenogenesis bei den Blattwespen. in: Entom. Nachricht. 5. Jhg. 1879. p. 293—299.
(Dineura rufa.)

1880. Beijerink, M. W., Ein Beleg zu der von Dr. Adler entdeckten Heterogonie von Cynipiden. in: Zool. Anzeiger. 3. Jhg. 1880. p. 179—180.
(Biorhiza aptera — Andricus terminalis.)

1880. Balbiani, G., Über die sogenannte Jungferngeburt (Parthenogenesis). in: Kosmos (Krause). 4. Jhg. 4. Hft. 1880. p. 307—310.
(Aus des Verf.'s: Leçons sur la génération des Vertébrés.)

1880. Cameron, P., Notes on the Coloration and Development of Insects. in: Trans. Ent. Soc. London. 1880. p. 69—79.
(III. On Parthenogenesis in Tenthredinidae, p. 76: Nematus miliaris, Strongylogaster cingulatus, Phyllotoma nemorata, Hemichroa rufa.)

1880. Dilling, Gustav, Über die verschiedenen Arten der Fortpflanzung im Thierreiche nach dem gegenwärtigen Stande der gonologischen Forschung. Hamburg, Hoffmann u. Campe, 1880. 4. (Tit., 90 S.)

(Paedogenesis. — Parthenogenesis u. ihre Arten: p. 70—79.)

1880. Fabre, J. H., Moeurs et parthénogénèse des Halictes. in: Guide d. Naturalist. (Bouvier) 2. Année. 1880. p. 27—28. — Rev. internat. d. sciences. T. V. 1880. p. 83. — On the Habits and Parthenogenesis in the Halicti. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 5. Ser. Vol. 5. 1880. p. 194—196.

1880. Fletcher, J. E., On Parthenogenesis in Tenthredinidae and alternation of generations in Cynipidae. in: Entomologist's Monthl. Mag. Vol. 16. 1879—80. p. 269—270; Vol. 17. 1880—81. p. 21.

(Nematus curtispina u. palliatus.)

1880. Hagens, H., The probable Parthenogenesis of Cecidomyia destructor. in: North Amer. Entomologist. Vol. 1. no. 9. 1880. p. 65—66. — Abstr. in: Americ. Entomologist. Vol. 3. 1880. p. 127.

1880. Minot, Charles Sedgwick, A sketch of comparative Embryology. I. The history of the gonoblast and the theory of sex. — II. The fertilization of ovum. in: Amer. Naturalist. Vol. 14. 1880. p. 96—108; 242—249.

1880. Müller, Wilh., Beitrag zur Kenntniss der Fortpflanzung u. der Geschlechtsverhältnisse der Ostracoden nebst Beschreibung einer neuen Species der Gattung Cypris. Inaug.-Diss. Philos. Facult. Greifswald. Greifswald, Druck von C. Sell, 1880. 8. (Tit., 28 S.) — Dass. (M. 2 Taf.) in: Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss. 53. Jhg. (3 F. 6. Bd.) 1880. p. 221—246.

1880. Osborne, J. A., Some facts in the life-history of Gastrophysa raphani. in: Entomologist's Monthl. Mag. Vol. 17. 1880—1. p. 49—57; 127—130.

1880. Ulivi, G., Raccolta dei cinque più interessanti studi contro la partenogenesi. 3ª ediz. Torino, 1880.

1880. Weismann, Aug., Parthenogenese bei den Ostracoden. in: Zool. Anzeiger. 3. Jhg. 1880. p. 82—84.

1881. Adler, H., Über den Generationswechsel der Eichen-Gallwespen. (M. 3 Taf.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. Hft. 2. 1881. p. 151—246. — Auszug. in: Entomol. Nachricht. 7. Jhg. 1881. p. 122. — Abstr.: Alternation of Generation in the Cynipidae. in: Journ. Micr. Soc. 2. Ser. Vol. 1. 1881. p. 443—444. — Extr.: Sur l'alternance des générations chez les Gallinsectes. in: Arch. Zool. expérim. T. 9. 1881. Notes. p. XVII—XXII. — Researches on the Alternating Generation of the Gall-flies of the Oak. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 5. Ser. Vol. 8. 1881. p. 281—288.

1881. [Adler, H.], Les Cynipides. 1. Partie. Introduction. — La Génération alternante chez les Cynipides par le Dr. H. Adler. Traduit et annoté par J. Lichtenstein, suivie de la Classification des Cynipides d'après le Dr. G. Mayr de Vienne. Montpellier, Coulet; Paris, J. B. Baillière et fils, 1881. 8. (141 p., avec 3 Pl.) — Extr. in: Rev. sc. nat. Montpellier. 3. Sér. T. 1. 1884. p. 369—372.

1881. Cameron, P., On Parthenogenesis in the Tenthredinidae. in: Entomologist's Monthl. Mag. Vol. 17. 1880—81. p. 271—272.

(Eriocampa ovata, Poecilosoma pulveratum, Nematus pavidus, Taxonus glabratus.)

1881. Fletcher, J. E., On Parthenogennsis in Tenthredinidae. in: Entomologist's Monthl. Mag. Vol. 18. 1880—81. p. 180; Vol. 18. 1881—82. p. 127. — Parthenogenesis bei Tenthredinidae. [Auszug.] in: Entom. Nachricht. 8. Jhg. 1882. p. 24.

(Hemichroa rufa — thelytok; Croesus varius — thelytok; Nematus salicis — arrenotok.)

1881. Hensen, V., Physiologie der Zeugung. — VII. Capitel. III. Zeugung aus unbefruchteten Eiern oder Parthenogenesis. p. 160—170.
(Aus „Handbuch der Physiologie", herausgegeben von L. Hermann. 6. Bd. II. Theil. Leipzig, Vogel, 1881.)

1881. Osborne, J. A., Further Notes on Parthenogenesis in Coleoptera. in: Entomologist's Monthl. Mag. Vol. 18. 1881—2. p. 128—129. — Fernere Mittheilungen über Parthenogenesis bei Coleopteren. [Auszug.] in: Entomol. Nachricht. 8. Jhg. 1882. p. 23—24.

1881. Stein, Rich. v., Tenthredinologische Studien. I. Die Parthenogenesis von Hylotoma rosa[e] L. in: Entom. Nachricht. 7. Jhg. 1881. p. 288—294.

1881. Ulivi, G., Nuove nozioni di fisiologia apistica ossia gli alveoli delle api e i loro effetti. 2ª ediz. Forlì, 1881. — Auszug. in: Entom. Nachricht. 11 Jhg. 1885. p. 107.

1882. Berlese, A., Il Polimorfismo e la Partenogenesi di alcuni Acari. in: Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 13. 1882. p. 290—292; Anno 14. 1882. p. 88—140. — Polymorphisme et parthénogénèse de quelques Acariens. (Gamasides.) (Avec 1 Pl.) in: Arch. ital. de Biol. T. 2. 1882. p. 108—130. — Polymorphism and Parthenogenesis in Acari. Abstr. in: Journ. Roy. Micr. Soc. 2. Ser. Vol. 3. 1882. p. 209—210.

1882. Cameron, Pet., A Monograph of the British Phytophagous Hymenoptera. (Tenthredo, Sirex a. Cynips Linné.) Vol. 1. London, printed for the Ray Society, 1882. 8. (VII, 340 p., with 21 Pl.)
(Darin [p. 25—30] Parthenogenesis mit ausschliesslich weiblicher Nachkommenschaft ist für die Blattwespen vortheilhafter als wenn auch Männchen erzeugt würden.)

1882. Grobben, Carl, Doliolum und sein Generationswechsel nebst Bemerkungen über den Generationswechsel der Acalephen, Cestoden und Trematoden. (Mit 5 Taf. u. 2 Holzsch.) in: Arb. a. d. Zool. Inst. Wien u. Triest. T. IV. Hft. 2. 1882. (98 p.)
('Der sog. Generationswechsel der Trematoden' (p. 93—95.): Heterogonie mit parthenogenesirender Zwischengeneration.)

1882. Jobert, Recherches pour servir à l'histoire de la génération chez les Insectes. in: Compt. Rend. T. 93. 1882. p. 975—977. — Development of Adoxus vitis. Abstr. in: Journ. Roy. Micr. Soc. 2. Ser. Vol. 2 1882. p. 39.

1882. Osborne, J. A., On some points in the Economy of Zaraea fasciata. in: Entomologist's Monthl. Mag. Vol. 19. 1882—3. p. 97—100.
(Parthenogenesis bei der genannten Art.)

1882. Pflüger, E., Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. in: Arch. f. d. ges. Phys. 29. Bd. 1882. p. 13—40.
(Auch die Fortpflanzung der Bienen berührt.)

1882. Rolph, W. H., Biologische Probleme zugleich als Versuch einer rationellen Ethik. Leipzig, Engelmann, 1882. 8. (VI, 174 S.)

1882. Sograff, N., Zur Embryologie der Chilopoden. Vorl. Mitth. in: Zool. Anzeiger. 5. Jhg. 1882. p. 582—585.
(Für Geophilus proximus wird eine Parthenogenesis angenommen, weil drei daraufhin untersuchte Weibchen ein leeres recept. seminis hatten.)

1883. Beneden, Ed. van, Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. (Avec 14 Pl.) Gand et Leipzig, Clemm; Paris, Masson; (Leipzig, Engelmann), 1883. 8. (442 p.)

1883. Campbell, F. Maule, On a probabe Case of Parthenogenesis in the House-Spider (Tegenaria Guyonii). in: Journ. Linn. Soc. London. Zool. Vol. 16. 1883. p. 536—539.

1883. Düsing, Karl, Die Factoren, welche die Sexualität entscheiden. Diss. Philos. Facult. Jena. Jena, Gustav Fischer, 1883. 8. (IV, 37 S.)
(Thelytokie wird bedingt durch Nahrungsüberfluss.)

1883. **Fletcher**, J. E., Notes on Tenthredinidae. in: Entomologist's Monthl. Mag. Vol. 19. 1882—3. p. 206—207.
(Nematus melanocephalus, nicht salicis, wie 1881 angegeben ist.)

1883. **Henking**, H., Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von Trombidium fuliginosum Herm. (Mit 3 Taf.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVII. Hft. 4. 1883. p. 553—563. — Abstr. in: Journ. Roy. Micr. Soc. 2. Ser. Vol. 3. 1883. p. 110—211.
(Parthenogenesis vermuthet, weil einige Weibchen 4—6 Wochen, nachdem sie sämmtliche Eiervorräte abgelegt hatten, nochmals Eier absetzten, während das receptaculum seminis leer befunden wurde.)

1883. **Joliet**, Lucien, Monographies des Melicertes. in: Arch. Zool. expérim. 2. Sér. T. 1. 1883. p. 131—224.
(Parthenogenesis, aber ohne Einfluss auf Winter- oder Sommereier.)

1883. **Korotneff**, A., Knospung der Anchinia. in: Zool. Anzeiger. 6. Jhg. 1883. p. 483—487. — Protok. d. Sitz. d. zool.-anthropol. Sect. d. Naturforscher-Versammlung, Odessa.
(Spricht gewisse grosse Zellen als parthenogenetisch sich entwickelnde Eier an.)

1883. **Lubbock**, John, Ameisen, Bienen u. Wespen. Beobachtungen über die Lebensweise der geselligen Hymenopteren. Mit 31 Holzsch. u. 5 lith. Taf. Autorisirte Ausgabe. Leipzig, Brockhaus, 1883. 8. (Internat. wiss. Bibl. LVII. Bd.)

1883. **Osborne**, J. A., Some further observations on the Parthenogenesis of Zaraea fasciata, and on the Embryology of that species and of Rumia cratægata. in: Entomologist's Monthl. Mag. Vol. 20. 1883—4. p. 145—148. — A Postscript concerning Parthenogenesis in Zaraea fasciata. ibid. Vol. 21. 1884—5. p. 128—129.

1883. **Stein**, Rich. v., Tenthredinologische Studien. 2. Zur Kenntniss der Parthenogenesis der Blattwespen. in: Entom. Nachrichten. 8. Jhg. 1883. p. 1—8.
(Lophyrus similis Hrtg. — Larven starben.)

1883. **Ulianin**, B., Einige Worte über Fortpflanzung des Doliolum und der Anchinia. in: Zool. Anzeiger. 6. Jhg. 1883. p. 585—591.
(Erklärt die von Korotneff als parthenogenetisch sich entwickelnden Eier für Blutkörperchen.)

1883—84. **Reuter**, O. M., De nyaste upptäckterna inom insekternas utvecklingshistoria. in: Öfvers Finsk. Vet.-Soc. Förh. XXVII. (1883—84.) 1884. p. 223—250.
(Referat über die neuesten Entdeckungen auf dem Gebiete der Fortpflanzungsgeschichte von Phytophthires, Cynipiden u. Tenthrediniden.)

1884. **Boiteau**, P., Sur les générations parthénogénésiques du Phylloxera. in: Compt. Rend. T. 97. 1884. p. 1180—1183.

1884. **Düsing**, Carl, Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehreng der Menschen, Thiere und Pflanzen. (M. 4 Tabell.) in: Jenaische Zeitschr. 17. Bd. (N. F. 10. Bd.) 1884. p. 593—940.
(Darin besondess das Kapitel: Thelytokie. p. 780—798.)

1884. **Forel**, Aug., Études myrmécologiques en 1884, avec une description des organes sensoriels des antennes. (Avec 1 Pl.). in: Bull. Soc. vaud. sc. nat. T. 20. no. 91. 1885. p. 316—318.
(Arrenotokie.)

1884. **Hartmuth**, Th., Parthenogenesis bei Seidenspinnern. in: Isis. 9. Jhg. 1884. p. 105.
(Saturnia Pernyi u. Yamamaju.)

1884. **Korotneff**, A., Noch etwas über die Anchinia. in: Zool. Anzeiger. 7. Jhg. 1884. p. 89—90.
(Verwahrt sich gegen den Vorwurf Uljanins, Blutkörperchen mit Eizellen verwechselt zu haben.)

1884. **Plate**, L., Zur Kenntnis der Rotatorien. (Vorl. Mitth.) in: Zool. Anzeiger. 7. Jhg. 1884. p. 573—576.
(Befruchtung kommt bei Hydatina senta überhaupt nicht zu Stande; jedenfalls aber hat die Befruchtung keinen bestimmten Einfluss auf die Art der Eier.)

1884. Schoch, Gust., Ephemerella ignita Poda, eine pädogenetische Eintagsfliege. in: Mitth. d. Schweiz. entom. Ges. 7. Bd. (1887.) Hft. 2. 1884. p. 48—50.

(Eine Nymphe der genannten Art entleerte Eier unter dem Drucke eines Deckgläschens.)

1884. Siebold, C. Th. v., Vorläufige Mittheilung über Parthenogenese bei Tenthrediniden und bei einer Ichneumonidenspecies [Paniscus glaucopterus]. in: Entom. Nachricht. 10. Jhg. 1884. p. 93—95.

(Es werden 19 Arten genannt, bei denen P. mit verschiedenem Geschlechte der Nachkommen constatirt wurde.)

1885. Beijerinck, M. W., Die Galle von Cecidomyia poae an Poa nemoralis. Entstehung normaler Wurzeln in Folge der Wirkung eines Gallenthieres. in: Botan. Ztg. 43. Jhg. 1885. p. 305—315; 321—332.

(Wegen Seltenheit der Männchen wird Parthenogenesis vermuthet.)

1885. Cameron, P., On Parthenogenesis in Tenthredinidae. in: Entomologist's Monthl. Mag. Vol. 21. 1884—5. p. 103—104.

(Nematus appendiculatus, ruficornis, compressicornis, cadderensis, conductus; Croesus septentrionalis, varius; Cladius padi, rufipes; Abia nitens; Trichiosoma lucorum; Hylotoma ustulata; Lophyrus pini.)

1885. Fabre, J. H., Études sur la répartition des sexes chez les Hyménoptères. in: Ann. Sc. nat. 6. Sér. Zool. T. 17. 1885. art. 9. (53 p.)

(Misstrauen gegen die Siebold'sche Lehre von der Parthenogenesis bei Bienen. 'Venant de l'Allemagne cette théorie ne peut que m'inspirer profonde méfiance.' — cfr. Bertkau, Phil., Sitzber. d. niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde. 1866. p. 134.)

1885. Göldi, Emil A., Aphorismen, neue Resultate und Conjecturen zur Frage nach den Fortpflanzungsverhältnissen der Phytophtiren [sic!] enthaltend. Schaffhausen, Buchdruckerei von Friedrich Rothermel, 1885. 8. (9 S.)

(Künstliche Zucht geflügelter Aphiden durch Nahrungsentziehung.)

1885. Hoffer, Ed., Biologisches über Aphomia colonella L. in: Kosmos. 16. Bd. 1885. p. 109—113.

(Aus unbefruchteten Eiern entwickelten sich Raupen.)

1885. Keller, C., Beobachtungen auf dem Gebiete der Forstentomologie. III. Mitth. Über das Auftreten der Fichtenquirl-Schildlaus (Lecanium racemosum Ratzb.). in: Ztschr. Schweiz.-Forstwesen. 10. Bd. 1885. p. 10—26.

(Trotz dem Vorhandensein der Männchen soll keine Begattung, sondern Parthenogenese stattfinden.)

1885. Plate, Lud., Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. in: Jenaische Ztschr. 19. Bd. 1885. p. 1—120.

(Die Befruchtung ist bei Hydatina senta überhaupt unwahrscheinlich.)

1885. Schneider, Ant., Chironomus Grimmii und seine Parthenogenesis. in: Zool. Beiträge (Schneider). 1. Bd. Hft. 3. 1885. p. 301—302.

(Nicht die Puppe, sondern die Imago legt Eier ab, die sich parthenogenetisch entwickeln.)

1885. Schwarze, W., Die postembryonale Entwickelung der Trematoden. (M. 1 Taf.) in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII. Hft. 1. 1885. p. 41—86.

(Die Erzeugung der Cercarien ist Parthenogenesis.)

1885. Weismann, Aug., Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena, G. Fischer, 1885. 8. (122 p.) — Auszug. in: Naturforscher (Schumann). 19. Jhg. 1886. p. 6—8.

(III. Über das Wesen der Parthenogenese. p. 88—122.)

1886. Adlerz, G., Myrmecologiska Studier. II. Svenska Myror och deras lefnadsförhallanden. (Med 7 Tafl.) in: Bih. till Svensk. Vet.-Akad. Handl. Stockholm. Bd. 11. Nr. 18. 1886. (329 p.)

(Parthenogenesis. — Bei Tomognathus, deren normale Geschlechtsthiere zu fehlen scheinen, wird regelmässige Parthenogenesis der Arbeiterinnen angenommen.)

1886. Aurivillius, Carl W. S., Hafsevertebrater från nordligaste Tromsö-amt och Vestfinmarken. (Med 2 Tafl.) in Bihang K. Svensk. Vet.-Akad. Handl. 11. Bd. 1886. No. 4. (56 S.)
(Möglichkeit parthenogenetischer Entwicklung bei Notodelphyiden u. Buprorus.)

1886. Filachou, J. Em., De la parthénogénèse. Paris, Pedone-Lauriel, 1886. 12. (78 p.)
(Études de philosophie naturelle. 5. Sér. No. 6.)

1886. Stuhlmann, Franz, Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insecten, Spinnen, Myriapoden und Peripatus. in: Bericht d. naturf. Ges. Freiburg. 1. Bd. 5. Heft. 1886. p. 101—228. — Auch separ.: Freiburg i. B., Akad. Verlagsbuchhdlg. von J. J. B. Mohr, 1886. 8. (VIII, 128 p.) — Auszug vom Verf. in: Biol. Centralbl. 6. Bd. 1887. p. 397—402. — Maturation of the Arthropod Ovum. Abstr. in: Journ. R. Micr. Soc. London. 2. Ser. Vol. 6. 1887. p. 961.
(Bei Musca u. Sphinx kommen ausnahmsweise parthenogenetische Furchungskerne zur Beobachtung.)

1886. Tichomiroff, A., Die künstliche Parthenogenesis bei Insekten. in: Arch. f. Anat. u. Physiol. Phys. Abth. Leipzig. 1886. Suppl.-Bd. p. 35—36.
(Die Eier von Bombyx mori lassen sich durch mechanische Reizung zu parthenogenetischer Entwicklung antreiben.)

1886. Tichomiroff, A., Sullo sviluppo delle uova del bombice del gelso. in: Bollet. mens. di Bachicolt. 1886.

1886. Weismann, A., Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern. in: Zool. Anzeiger. 9. Jhg. 1886. p. 570—573. — Polar Globules in the Crustacea. Abstr. by J. S. Kingsley. in: Amer. Naturalist. Vol. 21. 1887. p. 203—204.
(Die Ausstossung eines Richtungskörperchens bei den Eiern verschiedener Daphniden beobachtet.)

1886. Weismann, A., Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selections-Theorie. Jena, G. Fischer, 1886. 8. (VIII, 128 p.) — Auszug. in: Tagebl. d. 28. Vers. deutscher Naturforsch. u. Aerzte. 1885. p. 42—56. — On the importance of sexual reproduction for the theory of selection. Abstr. by H. N. Moseley. in: Nature. Vol. 34. 1887. p. 629—632. — Journ. R. Micr. Soc. London. 1887. p. 45.
(Darin wird auch die Parthenogenesis berücksichtigt.)

1886. Will, Fr., Parthenogenesis bei Käfern [Halyzia ocellata]. in: Entom. Nachricht. 12. Jhg. 1886. p. 200—201.
(Legte entwickelungsfähige Eier, ehe der Käfer ausgefärbt war.)

1887. Blochmann, F., Über die Geschlechtsgeneration von Chermes abietis L. in: Biol. Centralbl. 7. Bd. Nr. 14. 1887. p. 417—420. — Auszug. in: Entom. Nachricht. 13. Jhg. 1887. p. 319—320. — Transl. in: Ann. Mag. Nat. Hist. 5. Ser. Vol. 20. 1887. p. 390—392. — Abstr. in: Journ. R. Micr. Soc. London. 1887. p. 948.

1887. Blochmann, F., Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. in: Biol. Centralbl. 7. Jhg. (1887—88.) 1888. (15. April 1887.) p. 108—111. — Morph. Jahrb. 12. Bd. 1887. p. 544—574.
(Bei parthenogenetischen Eiern nur ein Richtungskörper.)

1887. Boveri, Th., Zellen-Studien. in: Jenaische Ztschr. 21. Bd. 1887. p. 423—515.
(Das Zurückbleiben eines Richtungskörpers bei parthenogenetischen Eiern wird als Zeichen dafür angesehen, dass dieselben befruchtet werden, indem der zweite Richtungskörper wieder mit dem Eikerne verschmelze. p. 495.)

1887. Brischke, C. G. A., Über Parthenogenesis bei den Blattwespen. in: Schrift d. naturf. Ges. Danzig. N. F. 6. Bd. 1887. p. 160—172.

1887. Cameron, P., Hymenopterological Notes. in: Entomologist's Monthl. Mag. Vol. 23. 1886—7. p. 193—195.
(Eriocampa annulipes.)

1887. Dreyfus, L., [Über Chermes.] in: Tagebl. d. 60. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte. 1887. p. 253.

1887. Karsch, Ferd., Über Generationswechsel bei Insecten. Aus einem Vortrage. in: Entom. Nachricht. 13. Jhg. 1887. p. 273—279.
(Behandelt Heterogonie bei Blattläusen u. Blattwespen.)

1887. Keller, C., Die Wirkung des Nahrungsentzuges auf Phylloxera vastatrix. in: Zool. Anzeiger. 10. Jhg. 1887. p. 583—588.
(Bewirkt Aufhören der Parthenogenesis)

1887. Moniez, R., Les mâles du Lecanium hesperidum et la parthénogénèse. in: Compt. Rend. T. 104. 1887. p. 440—451.

1887. Tichomiroff, A., [Neue Ergebnisse der Grainuntersuchung.] in: [Selsskoe chosaistwo i Läsobodstwo.] CLIV. 1887. No. 1.
(Russisch geschrieben. — Aus parthenogenetischen Eiern des Seidenspinners Räupchen erzogen.)

1887. Vángel, E., [Parthenogenesis bei Schmetterlingen.] in: Rovartani Lapok. III. 1887. p. 56—61.
(cfr. Berkau, Bericht üb. d. wiss. Leistungen im Geb. d. Entom. i. J. 1887. Berlin, Nicolai, 1888. p. 22. — Psyche Ecksteini, Zelleri; Ocnogyna parasita; Bombyx rubi; Saturnia pyri; Spilosoma menthastri.)

1887. Weismann, A., Über die Zahl der Richtungskörper und ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena, G. Fischer, 1887. 8. (VIII, 75 S.) — On the signification of the polar bodies. in: Nature. Vol. 36. 1887. p. 607—609. — Theory of Polar Bodies. Abstr. by G. Herb. Fowler. ibid. Vol. 37. 1887. p. 134—136. — Polar Bodies and Theory of Heredity. Abstr. in: Journ. R. Micr. Soc. London. 1887. p. 934—935.

1887. Weismann, A. u. C. Ischikawa, Über die Bildung des Richtungskörpers bei thierischen Eiern. in: Bericht d. naturf. Ges. Freiburg. 3. Bd. 1. Hft. 1887. p. 1—44.
(Bei parthenogenetischen Eiern ein, bei befruchtungsbedürftigen Eiern zwei Richtungskörper.)

1888. Blochmann, F., Bemerkungen zu den Publikationen über die Richtungskörper bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern. in: Morph. Jahrb. 13. Bd. 4. Hft. 1888. p. 654—663.
(Prioritäts-Ansprüche gegenüber Weismann.)

1888. Bock, H. v., Parthenogenesis bei Ocneria dispar. in: Entom. Nachricht. 14. Jhg. 1888. p. 56—57. — Berlin. Entom. Ztschr. 31. Bd. 1887. p. XXXVIII.

1888. Cameron: s. 1890.

1888. Dreyfus, L., Über neue Beobachtungen bei den Gattungen Chermes L. u. Phylloxera Boyer de Fonsc. in: Tagebl. d. 61. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte. 1888. (1889.) p. 55—65.

1888. Grobben, C., Über den Entwicklungscyklus von Phylloxera vastatrix. in: Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien. 38. Bd. 1888. Sitzber. p. 54. — Auszug. in: Biol. Centralbl. 8. Bd. Nr. 13. 1888. p. 413.
(Zuweilen erfolgt die Fortpflanzung mehrere Jahre hindurch ausschliesslich durch Parthenogenese der Wurzelgeneration.)

1888. Karsten, H., Parthenogenesis u. Generationswechsel im Thier- u. Pflanzenreiche. in: Natur (Müller.) N. F. 14. Bd. 1888. p. 1—3; 27—29; 37—39; 52—54; 61—63; 75—78. — Dass. auch separ.: Berlin, Friedländer & Sohn, 1888. 8. (53 S.)

1888. Massa, Camillo, Parto verginale nella Sphinx atropos. in: Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 20. 1888. p. 64—65.
(Die Entwicklung parth. Eier bis zur Entstehung von Räupchen verfolgt.)

1888. Platner, Gustav, Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. in: Biol. Centralbl. 8. Bd. (1888—89.) 1889. No. 17. (1. Nov. 1888.) p. 521—524.
(Auch bei den parth. Eiern werden zwei Richtungskörper gebildet.)

1888. Tichomiroff, A., Nochmals über Parthenogenesis bei Bombyx mori. in: Zool. Anzeiger. 11. Jhg. 1888. p. 342—344.

1888. Verson, E., Über Parthenogenesis bei Bombyx mori. in: Zool. Anzeiger. 11. Jhg. 1888. p. 263—264.

1888. Weismann, A., Über das Zahlengesetz der Richtungskörper und seine Entdeckung. in: Morph. Jahrb. 14. Bd. 3. Hft. 1888. p. 490—506.
(Gegen Blochmann's Prioritäts-Ansprüche)

1888. Weismann, A. u. C. Ishikawa, Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. in: Zool. Jahrb. (Spengel.) Anat. Abth. 3. Bd. Hft. 3. 1888. p. 575—610.

1889. Blochmann, F., Über die regelmässigen Wanderungen der Blattläuse speziell über den Generationscyklus von Chermes abietis L. in: Biol. Centralbl. 9. Bd. Nr. 9. (1. Juli.) 1889. p. 271—284.

1889. Blochmann, F., Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. in: Verh. d. nat.-med. Ver. Heidelberg. N. F. 4. Bd. 2. Hft. 1889. p. 239—241. — Morph. Jahrb. 15. Bd. 1. Hft. 1889. p. 85—96.

1889. Cholodovsky, N., Noch Einiges zur Biologie der Gattung Chermes L. in: Zool. Anzeiger. 12. Jhg. 1889. p. 60—64. — Auszug. in: Entom. Nachricht. 15. Jhg. 1889. p. 99—100.

1889. Cholodovsky, N., Weiteres zur Kenntnis der Chermes-Arten. in: Zool. Anzeiger. 12. Jhg. 1889. p. 218—223.

1889. Cholodovsky, N., Neue Mittheilungen zur Lebensgeschichte der Gattung Chermes. in: Zool. Anzeiger. 12. Jhg. 1889. p. 387—391.

1889. Dreyfus, Ludwig, Zu Prof. Blochmann's Aufsatz „Über die regelmässigen Wanderungen der Blattläuse, speziell über den Generationszyklus von Chermes abietis". in: Biol. Centralbl. 9. Bd. Nr. 12. (15. Aug.) 1889. p. 363—376.

1889. Dreyfus, Ludwig, Über Phylloxerinen. Wiesbaden, Verlag von J. F. Bergmann, 1889. gr. 8. (Tit., 2 Bl., 88 S.)

1889. Dreyfus, Ludwig, Neue Beobachtungen bei den Gattungen Chermes L. und Phylloxera Boyer de Fonsc. in: Zool. Anzeiger. 12. Jhg. 1889. p. 65—73; 91—99. — Nachtrag. p. 222. — Abstr. in: Journ. R. Micr. Soc. London. 1889. p. 379—380.

1889. Girard, A., Sur la signification des globules polaires. in: Compt. Rend et Mém. Soc. d. Biol. Paris. 9. Sér. T. 1. 1889. p. 116—121. — Bull. scientif. de la France et de la Belgique. (Girard.) 3. Sér. 2. Année. 1889. p. 95—103.

1889. Gorbatschew, K. A., [Giebt es Parthenogenesis bei Bombyx mori?] in: [Arb. d. Kaukasischen Seidenbau-Stat.] I. Bd. 1889.
(Russisch geschrieben.)

1889. Lendl, Adolph, Hypothese über die Entstehung der Soma- u. Propagationszellen. Berlin, Friedländer & Sohn, 1889. gr. 8. (78 S. mit 16 Fig.)
(Darin 9 — — Parthenogenesis.)

1889. Maupas, E., Le rejeunissement karyogamique chez les Ciliés. in: Arch. Zool. expérim. 2. Sér. T. 7. 1889. p. 148—517.
(Die Parthenogenesis beweist die Unabhängigkeit der Fortpflanzung von der Befruchtung.)

1889. Maupas, E., Sur la multiplication agame de quelques Métazoaires inférieurs. in: Compt. Rend. T. 109. 1889. p. 270—272.
(Bei Callidina vaga wurden während 29, bei Chaetogaster diastrophus während 45 Generationen keine geschlechtliche beobachtet)

1889. Tesmer, Gottlieb, Zur Geschichte der Lehre von den Fortpflanzungsarten im Tierreiche. Inaug.-Diss. Philos. Facult. Leipzig. Leipzig, Druck von Gressner & Schramm, 1889. 8. (48 S.)
(Parthenogenesis: p. 34—44.)

1889. Tichomiroff, A., Zur Biologie des Befruchtungsprozesses. in: VIII. Kongress russisch. Naturf. u. Ärzte. 3. Sitz. 31. Dec. 1889. (12. Jan. 1890.) Auszug in: Biol. Centralbl. 10. Bd. Nr. 13 u. 14. (15. Aug. 1890.) p. 424—425.

(Von in Wasser von 45° eingetauchten unbefruchteten Eiern des Bombyx mori entwickelten sich 65%.)

1889. Verson, E., Del grado di sviluppo che sogliono raggiungere le uova non fecondate del filugello. in: Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 21. 1889. p. 118—123. — Bull. mens. di bachicolt.

1889. Weismann, A. u. C. Ischikawa, Über die Paracopulation im Daphnidenei, sowie über Reifung u. Befruchtung desselben. (M. 7 Taf.) in: Zool. Jahrb. (Spengel.) Anat. Abth 4. Bd. (1891.) 1. Hft. 1889. p. 155—196.

(IV. Zusammenfassung u. Beurtheilung der Thatsachen. p. 180—189. — Das Vorkommen von zwei Richtungskörpern bei facultativ parth. Eiern verstösst nicht gegen Weismann's Gesetz.)

1890. Boveri, Th., Zellen-Studien. Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. in: Jenaische Ztschr. 24. Bd. (N. F. 17. Bd.) 1890. 2. u. 3. Hft. p. 314—401.

IV. Die chromatische Substanz bei der Parthenogenese u. die Bedeutung der Richtungskörper. p. 378—394. (Die Zahl der Richtungskörper beträgt 1 bei den stets, 2 bei den nur facultativ parth. Eiern.)

1890. Cameron, P., On Parthenogenesis in the Hymenoptera. in: Proc. a. Trans. Nat. Hist. Society. Glasgow. N. Ser. Vol. II. Part II. (1887—88.) 1890. (Read 24th April, 1888.) p. 194—201.

(Drohnen der Biene können auch aus befruchteten Eiern hervorgehen u. tragen dann Merkmale des Vaters an sich.)

1890. Daday, E. v., Ein interessanter Fall der Heterogenesis bei den Räderthieren. in: Math.-naturwiss. Berichte aus Ungarn. 7. Bd. 1890. p. 140—156.

(Asplanchna Sieboldii.)

1890. Hamann, Otto, Monographie der Acanthocephalen. (Echinorhynchen). Ihre Entwicklungsgeschichte, Histogenie und Anatomie nebst Beiträgen zur Systematik u. Biologie. I. Theil. in: Jenaische Ztschr. 25. Bd. 1890. p. 113—231.

(Echinorhynchus clavaeceps eine paedogenetische Form.)

1890. Hertwig, Oscar, Vergleich der Ei- u. Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. in: Arch. f. mikr. Anat. 36. Bd. 1890. p. 1—138.

(Celluläre Streitfragen. Die Ahnenplasmatheorie von Weismann, die Bedeutung des zweiten Richtungskörpers u. die Parthenogenese. p. 109—114.)

1890. Hertwig, Oscar, Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. (M. 3 Taf.) in: Jenaische Ztschr. 24. Bd. (N. F. 17. Bd.) 2. u. 3. Hft. 1890. p. 268—313.

4. Kapitel: Parthenogenese bei Seesternen. p. 304—310.
(Bestätigung der Greeff's Befunde. — Austritt nur eines Richtungskörpers bei den parthenogenetischen Eiern.)

1890. Lameere, Aug., À propos de la maturation de l'œuf parthénogénétique. Thèse couronnée au concours de l'enseignement supérieur pour 1888—1889. Bruxelles. 1890.

1890. Lankester, E. Ray, The Advancement of Science. Occasional Essays and Adresses. London. 1890. 8. (VIII, 387 p.)

Darin: 7. Parthenogenesis. 8. A Theory of Heredity.

1890. Maupas, E., Sur la multiplication et la fécondation de Hydatina senta Ehrb. in: Compt. Rend. T. 111. 1890. p. 310—312.

(Es wurden einmal 45, ein andermal 33 agame Generationen gezüchtet. — Die Wintereier sind befruchtet.)

1890. Verson, E., Zur Parthenogenesis beim Seidenspinner. in: Zool. Anzeiger. 13. Jhg. 1890. p. 44—45.

(Trotz Anwendung von Electricität war keine P. zu erzielen.)

1890. Wasmann, E., Über die verschiedenen Zwischenformen von Weibchen und Arbeiterinnen bei Ameisen. in: Stettin. Entom. Ztg. 51. Jhg. 1890. p. 300—309.

1891. Shmuidsinowitsch, W. J., [Zur Frage über Parthenogenesis beim Seidenwurm.] in: [Arb. d. Kaukasischen Seidenbau-Station.] II. Bd. 1891.
(Russisch geschrieben.)

1891. Tichomiroff, A., [Grundzüge des praktischen Seidenbaues. Moskau, 1891.]
(Russisch geschrieben. — p. 125—128: Parthenogenesis bei Bombyx mori.)

1891. Wasmann, E., Parthenogenesis bei Ameisen durch künstliche Temperaturverhältnisse. in: Biol. Centralbl. 11. Bd. Nr. 1. (1. Febr.) 1891. p. 21—23.

1891 Weismann, Aug., Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Mit Abbild. im Text. Jena, Gustav Fischer, 1891. Lex. 8. (VI, 176 S.)

1892. Chun, Carl, Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. (M. 5 Taf.) in: Festschrift f. Leuckart. Leipzig, Engelmann, 1892. p. 77—108.

1892. Hamann, Otto, Entwicklungslehre und Darwinismus. Eine kritische Darstellung der modernen Entwicklungslehre und ihrer Erklärungsversuche mit besonderer Berücksichtigung der Stellung des Menschen in der Natur. Mit 16 Abbildgn. Jena, Costenoble, 1892. 8. (XIX, 304 S.)
(Die Paedogenese oder Zeugung im unentwickelten Zustande, etc. p. 162—171.)

ANHANG.

Die hauptsächlichste Litteratur über die Parthenogenesis bei Pflanzen.

1856. Braun, Alex., Über Parthenogenesis bei Pflanzen. (M. 1 Taf.) in: Abh. Berlin. Akad. d. Wiss. a. d. J. 1856. (1857.) Phys. Abth. p. 111—376.

1856. Naudin, Ch., Observations relatives à la formation des graines sans le secours du pollen. in: Compt. Rend. T. 43. 1856. p. 538.

1857. [Klotzsch], Die sogenannte Parthenogenesis von Coelobogyne ilicifolia. in: Bonplandia. 1857. p. 209.

1857. Radlkofer, Ludwig, Der Befruchtungsprocess im Pflanzenreiche und sein Verhältniss zu dem im Thierreiche. Leipzig, Engelmann, 1857. 8. (X, 47 S.)

1857. Radlkofer, Ludwig, Über wahre Parthenogenesis bei Pflanzen. in: Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII. 4. Hft. 1857. p. 458—465.

1858. Regel, E., Zur Parthenogenesis. in: Bot. Ztg. 16. Jhg. 1858. p. 305—308.
(Widerlegung der Parthenogenesis bei Spinacia u. Mercurialis.)

1858. Ruprecht, F. J., Ein Beitrag zur Frage über die Parthenogenese bei Pflanzen. in: Bull. de la Classe phys.-math. de l'Acad. imp. St. Pétersbourg. T. 16. 1858. p. 274—279.

1859. Braun, Alex., Über Polyembryonie und Keimung von Caelebogyne. Ein Nachtrag zu der Abhandlung über Parthenogenesis bei Pflanzen. (M. 6 Taf.) in: Abh. Berlin. Akad. d. Wiss. a. d. J. 1859. (1860.) Phys. Abh. p. 109—263.

1859. Regel, E., Über Parthenogenesis. in: Bot. Ztg. 17. Jhg. 1859. p. 47—48.
(Widerlegung der Parthenogenesis bei Cannabis.)

1859. Regel, E., Die Parthenogenesis im Pflanzenreiche. Eine Zusammenstellung der wichtigsten Versuche und Schriften über Samenbildung ohne Befruchtung nebst Beleuchtung derselben nach eigenen Beobachtungen. (M. 2 Taf.) in: Mém. Acad. imp. Sc. St. Pétersbourg. 7. Sér. T. 1. 1859. No. 2. (48 S.)

1860. Karsten, Hermann, Das Geschlechtsleben der Pflanzen und die Parthenogenesis. (M. 2 Kupfertaf.) Berlin, R. Decker, 1860. 4. (Tit., 1 Bl., 52 S.)

1860. Karsten, H., Zur Parthenogenesis. in: Bot. Ztg. 18. Jhg. 1860. p. 387—388.

1860. Schenk, Über Parthenogenesis im Pflanzenreiche. in: Würzburger naturwiss. Ztschr. 1. Bd. 1860. p. 85—89.

1873. Pringsheim, N., Über die neueren Resultate seiner Untersuchungen an den Saprolegnieen. in: Berlin. Monatsber. 1873. (1874.) p. 484—485.

1873—74. Pringsheim, N., Weitere Nachträge zur Morphologie und Systematik der Saprolegnieen. I. Über Parthenogenesis bei den Saprolegnieen. in: Jahrbuch f. wiss. Botanik. 9. Bd. 1873—74. p. 192—203.

1875. Bary, Anton de, Zur Keimesgeschichte der Charen. in: Bot. Ztg. 33. Jhg. 1875. p. 377—385; 393—401; 409—420.

1877. Hanstein, Joh., Die Parthenogenesis der Caelebogyne ilicifolia. Nach gemeinschaftlich mit Alexander Braun angestellten Beobachtungen mitgetheilt. (M. 3 lith. Taf.) in: Botan. Abh. (Hanstein.) 3. Bd. 3. Hft. 1877. (VIII, 58 S.)

1878. Barry, Anton de, Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. (M. 1 Taf.) in: Bot. Ztg. 36. Jhg. 1878. 448—487.

1878. Strasburger, Ed., Befruchtung und Zelltheilung. Mit 9 Tafeln. Jena, Hermann Dabis, 1878. 8. (108 S.)

1882. Bary, Anton de, Beiträge zur Morphologie u. Physiologie der Pilze. 4. Reihe: Untersuchungen über die Peronosporeen und Saprolegnieen und die Grundlage eines natürlichen Systems der Pilze. (M. 6 Taf.) in: Abh. d. Senckenb. naturf. Ges. 12. Bd. 3. u. 4. Hft. 1881. p. 225—370. — Auch separ.: Frankfurt a. M., Winter, 1881. gr. 4. (145 S. m. 6 Kupfertaf.)

1882. Pringsheim, N., Neue Beobachtungen über den Befruchtungsact der Gattungen Achlya und Saprolegnia. (M. 1 Taf.) in: Sitzber. d. k. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin. Jhg. 1882. 2. Halbbd. 1882. p. 855—890.

1883. Bary, Anton de, Zu Pringsheim's neuen Beobachtungen über den Befruchtungsact der Gattungen Achlya und Saprolegnia. in: Bot. Ztg. 41. Jhg. 1883. p. 38—46; 54—60.

1884. Strasburger, Ed., Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Mit 2 lithogr. Tafeln. Jena, Gustav Fischer, 1884. 8. (XI, 176 S.)

1888. Karsten, H., Parthenogenesis u. Generationswechsel im Thier- u. Pflanzenreiche. in: Natur (Müller). N. F. 14. Bd. 1888. p. 1—3; 27—29; 37—39; 52—54; 61—63; 75—78. — Dass. auch separ.: Berlin, Friedländer & Sohn, 1888. 8. (53 S.)



On the

Systematic Position and Relationships

of the

Temnocephaleae.

By

William A. Haswell,
Professor of the University Sydney.



When first discovered *Temnocephala* was regarded by Gay as a Hirudinean, and the same view was adopted by Blanchard,[1] and by Moquin-Tandon.[2] Philippi[3] regarded its nearest relative as being *Malacobdella*. Semper[4] was the first to set it down as an ectoparasitic Trematode, and in this he was followed by myself[5] and by Weber.[6] I proposed that it should be regarded as constituting a distinct family of the *Monogenaea*, more nearly related to the *Tristomidae* than to any of the others. In this conclusion Weber fully concurred.

In 1888 Monticelli published a general account of the Trematodes unter the title "Saggio di una morfologia dei Trematodi" in which he assents to my previously expressed view of the relationships of *Temnocephala*, and proposes to divide the Monogenetic Trematodes into three sections according to the number and disposition of the suckers, viz. the Tristomeae, the Temnocephaleae and the Polystomeae.

M. Braun (Bronn's "Klassen u. Ordnungen des Thierreichs", 'Vermes') also regards the *Temnocephaleae* as a distinct family, but does not recognise any close relationship with the Tristomidae. To quote his words (p. 522) "Demnach betrachte ich *Temnocephala* nicht — wie Monticelli — als einen Seitenzweig der Tristomeen, sondern als einen selbständigen, früh abgezweigten Ast, der mit den heute lebenden monogenetischen Trematoden weniger nahe Beziehungen besitzt, als diese unter einander." But Braun is not fully satisfied that the position of *Temnocephala* as a Trematode is completely established "Temnocephala bietet allerdings eine Reihe von Besonderheiten dar, und die Frage ist trotz der Arbeiten von Haswell und Weber gerechtfertigt, ob Temnocephala ein Trematode ist" (p. 520). Further on (p. 521), after quoting von Graff's definition of the Turbellaria he remarks "Wenn man von der letzten Bemerkung über die Lebensweise, die keinen systematischen Werth besitzt, absieht, so bleibt als einziger Unterschied zwischen Turbellarien und Trematoden das für erstere characteristische Flimmerepithel der Haut mit Stäbchen oder Nesselorganen bestehen."

---

[1]) Gay's Zoology of Chilé, II. p. 51.

[2]) Monographie des Hirudinés, p. 300.

[3]) Arch. f. Naturgeschichte, XXXVI. 1870, p. 35.

[4]) Zeitschr. f wiss. Zoologie. XXII, 1872, p. 307.

[5]) Quart. Journ. Micro. Sci. Vol. XXVIII. (1888).

[6]) Zool. Ergebnisse einer Reise etc. p. 25. (1889).

My renewed study of *Temnocephala* having resulted in the discovery of cilia on the surface of certain of the species, and having led to the conclusion that "Stäbchen" exactly, like those of Rhabdocoele Turbellarians are present in abundance, the line of demarcation seems still harder to draw.

The integument of *Temnocephala* is quite exceptional if we are to regard that genus as an ectoparasitic Trematode. A complete distinct epithelial layer does not occur in other genera, though in some (*Nitschia* and *Epibdella*) as observed by Braun,[1]) such a layer is distinguishable on some parts of the surface — but without cuticle or basement-membrane. In the others the outermost layer of the body seems rather to correspond to the basement-membrane integument of *Temnocephala* than to a modified epidermis; it is homogeneous, does not readily become stained, and seems to be of a resistent character. On the other hand in this regard *Temnocephala* approaches very near to the Rhabdocoele Turbellaria; the epidermal layer is of similar character in the two groups, and the presence of cilia in two of the species of *Temnocephala* makes the resemblance very close. The basement-membrane is absent in the *Rhabdocoela*; but it would not appear to be present in all the species of *Temnocephala* (see Weber's account of *T. Semperi* quoted above). Tactile cones similar to those of the integument of *Temnocephala* have only been found elsewhere, so far as I am aware, in a Trematode (*Sphyranura*[2]); but the delicate motionless hairs that occur among the vibratil cilia in the Rhabdocoeles are of a similar nature.

A striking point of resemblance between the *Temnocephaleae* and the *Rhabdocoela* is the presence in both of the system of unicellular integumentary glands forming rhabdites (Stäbchen). The arrangement of their ducts in the former as they run forwards in the anterior region of the body into broad strands or "Stäbchenstrassen" precisely corresponds to what we observe in many Rhabdocoeles; and nothing of the kind appears to occur among the Trematodes.

The structure of the pharynx is simular to what obtains in some of the Rhabdocoeles such as *Mesostomum;* but, on the other hand, it appears to be equally near to that of the corresponding organ in *Polystomum, Sphyranura,* and certain other *Monogenaea.* The intestine and its epithelium closely resemble those of a Rhabdocoele — the only difference of importance being the presence of constructions in most species of *Temnocephala.*

---

[1]) Tom. cit. p. 422.

[2]) Wright and Macallum, Sphyranura Osleri, a contribution to American Helminthology, Journal of Morphology, Vol. I. (1887.)

The excretory system is, so far as our knowledge extends, quite peculiar. It more nearly resembles that of the ectoparasitic Trematodes than that of the Rhabdocoeles — the contractil, pulsating terminal sac being absent in the latter group and almost universally present in the former.

In its nervous system *Temnocephala* exhibits one of the highest types of development among Platyhelminthes, with its comparatively large brain, the rich development of nerves running forwards, the three pairs of posterior trunks, and the highly developed subcutaneous nerve-plexus. But in these respects it does not stand quite alone. In *Tristomum molae* as described by Lang[1]) all these features recur, and, but for the less development of the anterior nerves and certain differences in the relations of the subcutaneous nerve-plexus (which in *Tristomum* is apparently equally contributed to by all three pairs of trunks), there is a very close correspondence between the two. Though a subcutaneous nerve-plexus is present in *Tricladidae* and *Polycladidae,* nothing of the kind has been noticed in the *Rhabdocoela,* and there would appear never to be more than one pair of nerve-trunks running backwards from the ganglion in that group. The eyes of *Temnocephala* can be exactly matched among the *Rhabdocoela,* and on the other hand, are, in all essential respects, similar to those of *Tristomum.*

In its reproductive apparatus *Temnocephala* appears to me to find closer alliances among the Rhabdocoeles than among the ectoparasitic Trematodes· and of the former group various *Vorticidae* as described by v. Graff and others approach very near to it in the general arrangement of the parts, as well as in the special character of the cirrus. A bursa copulatrix is absent in *Temnocephala,* but the muscular "vagina" of *T. novae-zelandiae,* though leading directly to the uterus and oviduct, may represent it; and the teeth in its interior bear a striking resemblance to those in the bursa copulatrix of some of the Rhabdocoeles such as *Proxenetes flabellifer.*[2]) But spines or teeth occur round the mouth of the opening of the oviduct in *Axine, Microcotyle* and others.

The testes resemble the compact type of these glands occurring among the Rhabdocoela; but are also nearly approached in form by those of some ectoparasitic Trematodes, though there are no other members of the latter group that have four. The ovary has in many Rhabdocoeles the same form and relations and sometimes

---

[1]) Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie u. Histologie des Nervensystems der Platyelminthen. Mittheil. a. d. Zool. Station zu Neapel. II. Bd. p. 28.

[2]) von Graff, Monographie der Turbellarien. Taf. VIII. fig. 16.

internal structure as in *Temnocephala;* but the same holds good of *Sphyranura* and perhaps also of some other *Monogenaea.*

Very close is the resemblance between *Temnocephala* and the *Rhabdocoela* in the system of accessory glands secreting rounded granules connected with the male reproductive apparatus. Von Graff's account of these structures as they occur in the Rhabdocoeles applies equally well, word for word, to *Temnocephala* — the only difference of consequence being in the much greater length of the ducts in the latter case. The so-called "prostate-glands" of some *Monogenaea* are evidently the same structures less specially developed.

Stalked eggs similar to those of *Temnocephala* occur among the Rhabdocoeles — the "stalk" in some of the latter, as in some of the species of the former, not always serving for attachment. But similar eggs are met with also among the *Monogenaea.*

Sufficient data are wanting for a comparison of the embryological history in the various groups under discussion. What is known does not seem to tell more in one direction than in another. The embryo of *Temnocephala* undergoes direct development, and becomes fully formed while still within the egg — the reproductive apparatus alone remaining undeveloped. This direct development and absence of metamorphosis it shares equally with the monogenetic Trematodes and with the Rhabdocoeles.

On the whole, on reviewing the evidence, I am inclined to think that the Trematode affinities of *Temnocephala* preponderate over the Turbellarian. It presents an assemblage of characters which distinguish it very broadly from any individual member of the former class; but perhaps it has rather more important points of resemblance in the various features of its structure with, now one, now another family of Trematodes than with the Rhabdocoeles. The large ventral sucker, the excretory sacs, and the nervous system may be set down as decidedly Trematode and not Rhabdocoele in character. The preponderance, however, if it occurs, is only slight, and I should see little reason for finding fault with anyone who regarded *Temnocephala* as an aberrant Rhabdocoele specially modified in accordance with a peculiar mode of life.

Ueber

Metaphysische Probleme in der Zoologie.

Eine Kritik der Darwin'schen Theorie

von

Dr. N. Creutzburg.



Obgleich Darwin's Lehre heutzutage eine ganz allgemeine Anerkennung erlangt hat, lassen sich doch immer wieder gewichtige, zur Besonnenheit mahnende Stimmen vernehmen, die ganz entschieden dagegen Verwahrung einlegen, dass man, wie es vielfach geschieht, die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl als vollständig erwiesen und über jeden Zweifel erhaben betrachtet und dieser Lehre dadurch einen Charakter ertheilt, welchen ihr Begründer gewiss am allerwenigsten für sie in Anspruch genommen hat. Ich brauche nur an die Rede zur Eröffnung der ersten Jahresversammlung der deutschen zoologischen Gesellschaft zu erinnern, in welcher Geheimrath Leuckart davor warnte, der Selektionstheorie eine andere als eine bloss hypothetische Bedeutung beizulegen und mit den Begriffen Vererbung und Anpassung wie mit durchaus bekannten Faktoren zu operiren. Dass man gerade in unserer Zeit sehr wohl daran thäte, eine solche Warnung von Seiten des Alt-Meisters unserer Wissenschaft sich recht zu Herzen zu nehmen, wird in Anbetracht des allzukühnen Vorgehens vieler neueren Anhänger Darwin's nicht gut zu bestreiten sein. Die volle Berechtigung des dort über diesen Gegenstand Gesagten dürfte jedoch erst in Zukunft offenbar werden, wenn man sich an ein unbefangeneres Urtheilen über die Selektionstheorie wird gewöhnt haben. Ich glaube daher im Sinne des hochverehrten Jubilars zu handeln, wenn ich es unternehme, hier auf die Hauptmängel der Darwin'schen Lehre aufmerksam zu machen und zugleich die Gesichtspunkte anzugeben, die für eine wirksame Beseitigung der vorhandenen Unzulänglichkeiten massgebend sein müssten.

So wenig ich einer leichtfertigen Verwendung der Grundprinzipien der Darwin'schen Theorie: Vererbung und Anpassung zum Zwecke der Erklärung irgendwelcher Erscheinungen der organischen Welt das Wort reden möchte, so erscheint mir doch die Thatsache, dass diese Bezeichnungen in der neueren Zoologie eine so grosse Rolle spielen, als ein wohl zu beachtendes Merkmal, indem ich darin die Unmöglichkeit ausgedrückt finde, wichtigere biologische Probleme ohne Herbeiziehung allgemeiner, eine metaphysische Deutung erfordernder Begriffe zu behandeln. Sagt doch schon Goethe: „Man kann in den Naturwissenschaften über manche Probleme nicht gehörig sprechen, wenn man die Metaphysik nicht zu Hülfe ruft; aber nicht jene Schul- und

Wortweisheit; es ist dasjenige, was vor, mit und nach der Physik war, ist und sein wird.“ —

Ohne metaphysische Grundlage sind Vererbung und Anpassung nichts als leere Worte, mit denen sich wohl „ein System bereiten“, aber nun und nimmermehr eine tiefere Einsicht in das Wesen und die Bedeutung irgendwelcher Erscheinung gewinnen lässt. Sonach wäre die Darwin'sche Theorie im Grunde eine Gleichung mit zwei Unbekannten und als solche gar nicht im Stande, ein positives Resultat zu liefern, so lange man nicht weiss, welche von den beiden unbekannten Grössen von der anderen abhängig ist. Ohne Zweifel hat Darwin selbst dies gefühlt, da er auf die eine dieser Grössen ein besonderes Gewicht legt, indem er die Anpassung zum Hauptfaktor der Entwickelung erhebt.

Ich werde es mir angelegen sein lassen, im Verlaufe dieser Betrachtungen ausführlich nachzuweisen, dass er damit einen verhängnissvollen Missgriff gethan hat, der für sein ganzes System zum Verderben ausgeschlagen ist. Seine Erklärung findet dieser Missgriff zunächst in dem Umstande, dass Darwin seine Beobachtungen fast ausschliesslich an künstlich gezüchteten Lebewesen angestellt hat, obgleich er sich hätte sagen müssen, dass ein frei lebender Organismus denn doch unter erheblich anderen Verhältnissen sich befindet, als ein domestizirter, dass vielmehr zwischen diesem und jenem ein mindestens gleich grosser Unterschied statt hat, wie zwischen einem mit Hilfe irgendwelcher Apparate erzeugten elektrischen Funken und einem Blitze, oder zwischen einem künstlich hergestellten Edelstein und einem in der Natur gefundenen — sämmtlich Unterschiede, deren im strengsten Sinne qualitative Natur allerdings erst beim Beschreiten des organischen Gebietes völlig deutlich wird. So wenig nun die Bedingungen, unter denen der künstliche elektrische Funke, der künstliche Edelstein zu Stande kommen, ohne weiteres in die freie Natur verlegt werden können, um das Entstehen der dort vorkommenden ähnlichen Erscheinungen zu erklären, so wenig darf der künstlichen eine ihr genau entsprechende „natürliche“ Zuchtwahl an die Seite gesetzt werden. Der Natur stehen eben zur Erreichung ihrer Zwecke ganz andere Mittel zur Verfügung als den experimentirenden Physikern, Chemikern und Biologen.

Bei domestizirten Organismen ist die Entstehung von Varietäten, wie auch von anderer Seite schon bemerkt worden ist, in der Hauptsache auf das Auftreten von pathologischen Veränderungen zurückzuführen, und es dürfte denn doch bedenklich erscheinen, hierauf ein allgemeines Entwickelungsprinzip zu gründen, da wir uns nicht gut dazu verstehen können, solche Veränderungen als die eigentlich normalen

anzusehen. In der freien Natur dagegen spielen pathologische Erscheinungen gar keine Rolle, da sie, falls sie wirklich einmal auftreten, sofort wieder beseitigt werden, und zwar, wenn sie bedeutend sind, durch die geschlechtliche Fortpflanzung, deren Hauptaufgabe darin besteht, solche unbedeutende Abweichungen von der Norm auszugleichen; wenn sie bedeutender sind, durch Elimination der betreffenden Individuen im Kampf ums Dasein, oder dadurch, dass sie verhindert werden, solche Charaktere auf Nachkommen zu übertragen; im günstigsten Falle durch fortgesetzte Kreuzung mit den normalen Artgenossen.

Nachdem ich die grosse Verschiedenheit der im Zustande der Domestikation herrschenden Bedingungen von denen, welche die freie Natur bietet an der durchaus andersartigen Beschaffenheit der Veränderungen, wie sie dort vorzukommen pflegen, nachgewiesen habe, wende ich mich zunächst zu einer eingehenderen Besprechung der Variabilität.

Der Begriff der Variabilität ist bei Darwin ein sehr unbestimmter. Er betrachtet sie als eine schlechthin gegebene Grösse, ohne sich weiter um ihren Ursprung viel zu kümmern, doch lässt sich leicht zeigen, dass er diesen Begriff in der Hauptsache auf Grund seiner Beobachtungen domestizirter Organismen sich gebildet hat. Er erwähnt wohl auch die spontane, sowie die korrelative Variation, als ihrem eigentlichen Wesen nach durch innere Ursachen bedingte, neben der durch äussere Ursachen hervorgerufenen, legt aber das Hauptgewicht — obgleich er zugestehen muss, die Bedeutung der spontanen Variabilität anfangs unterschätzt zu haben — immer nur auf die, in Folge irgendwelcher, meist gar nicht zu ergründender, äusserer Anregungen, zufällig auftretenden Abänderungen. Auch die Anhänger Darwin's pflegen an seiner Ansicht über diesen Punkt festzuhalten, nur dass sie das Vorkommen von Abänderungen aus rein inneren Ursachen mit gänzlicher Verkennung des wesentlich spontanen Charakters aller Lebensäusserungen ganz und gar in Abrede stellen, wobei sie jedoch den aus inneren Bildungsgesetzen hervorgehenden Abänderungen, mit Einschluss der korrelativen Variation, neben dem von Darwin mit Recht ganz in den Hintergrund gestellten direkten Einflusse äusserer Ursachen eine weit grössere Bedeutung zugestehen.

Nun kommt es aber bei den Abänderungen der Lebewesen nicht so sehr darauf an, ob sie durch innere oder durch äussere Ursachen bedingt sind, als vielmehr, ob sie auf ein in der Hauptsache aktives oder passives Verhalten des betreffenden Organismus zurückzuführen sind. Das Letztere ist ohne Zweifel bei den pathologischen Veränderungen der Fall, welche, wie wir oben gesehen haben, nur bei domestizirten Organismen eine wirkliche Bedeutung zu erlangen im Stande sind,

indem sie durchweg auf einer Hemmung der normalen Lebensfunktionen beruhen. Bei allen anderen Abänderungen dagegen kann nicht nachdrücklich genug der durchaus spontane Charakter der Lebensäusserungen betont werden, denen sie ihre Entstehung verdanken. Ein lebender Organismus als „statisches Moment“ des Entwickelungsprozesses ist geradezu eine *contradictio in adjecto.*

Dass Variation ganz ohne äussere Anregung möglich ist, dürfte in Anbetracht des Vorkommens rein morphologischer Charaktere für erwiesen gelten, so z. B. in Abänderungen der polymorphen Arten, deren spontanen Charakter auch Darwin anerkennt. Freilich betrachtet er diese Fälle nur als Ausnahme von der Regel, da die Anpassung der Organismen seiner Ansicht nach nur mit Hilfe zufälliger, d. h. zu der Gesammtheit der Lebensbedingungen, sowie der Natur des Organismus in keiner Beziehung stehenden Abänderung zu Stande kommen soll. Der ganze Anpassungs-Vorgang bei Darwin trägt somit einen durchaus passiven Charakter, indem die Organismen durch die auswählende Hand der Natur an ihre Umgebung angepasst werden.

Dass auf diese Weise nun und nimmermehr eine Anpassung in der freien Natur zu Stande kommen kann, werde ich weiter unten nachzuweisen suchen. Hier möchte ich zunächst nur konstatiren, dass Darwin, während er nachdrücklich die Unabhängigkeit der Lebewesen von direkten äusseren Einflüssen betont, die Entstehung neuer Arten ohne jede aktive Betheiligung des Organismus, selbst an der Bildung der ersten Abänderung für die Regel hält. Diese Ansicht ist von seinen Anhängern auf die Spitze getrieben und dadurch ad absurdum geführt worden, indem sie die Entstehung des polaren Albinismus aus dem gelegentlich auftretenden pathologischen erklären zu können meinten, so dass über ihre Unhaltbarkeit kein Zweifel mehr bestehen kann. Denn während es sich in dem einen Falle um einen Reichthum handelt (polarer Albinismus als Schutzmittel), finden wir in dem anderen das gerade Gegentheil davon, nämlich einen empfindlichen Mangel (pathologischer Albinismus auf Abwesenheit des Pigments beruhend). Wir haben daher die Veränderlichkeit, welche in pathologischen Erscheinungen zu Tage tritt, streng von der normalen zu unterscheiden und dürften sie am besten als passive gegenüber der aktiven (spontanen) Variabilität bezeichnen. —

Wie in der ganzen Welt, so auch im Reiche des Organischen, besteht eine Harmonie, ein gewisses Gleichgewicht der Kräfte, welches die Natur stets zu erhalten bestrebt ist. Wenn nun auch dieses Gleichgewicht im Allgemeinen gewahrt bleibt, so ist doch jeder Theil des Ganzen in fast ununterbrochener Bewegung begriffen, gleich wie die Oberfläche der Erde kaum irgendwo und irgendwann einen Zustand

völliger Ruhe darbietet. Man hat geglaubt, in der organischsn Entwicklung Perioden der Konstanz von solchen der Variabilität unterscheiden zu müssen. Auch Darwin spricht von einem fixirten Zustande, in welchem sich zu einer jeden gegebenen Zeit die grössere Zahl der Spezies befinden soll. Freilich giebt es Arten, welche weniger variabel und somit konstanter sind als andere: aber deshalb bleibt der Begriff der Konstanz in der organischen Welt stets ein nicht blos relativer, sondern im Grunde negativer, da die Variabilität allein dem normalen Zustande der Organismen entspricht. Wenn schon in der anorganischen Welt sich alles in einem unaufhaltsamen Flusse befindet, wie viel mehr muss dies der Fall sein in der so viel beweglicheren organischen. Sehen wir doch, dass selbst nach erreichter Anpassung an gewisse Verhältnisse und bei sich völlig gleich bleibenden Lebensbedingungen das Abänderungsbestreben der Organismen in der Erzeugung rein morphologischer Charaktere sich zu äussern fortfährt.

Sowie nun eine Störung des allgemeinen Gleichgewichts durch irgend welche Ursachen herbeigeführt wird. ist die Natur alsbald bemüht, sie in der einfachsten und zweckentsprechendsten Weise wieder zu beseitigen. Es muss daher geradezu absurd erscheinen, wenn ihre Fähigkeit, in solch einem Falle Abhilfe zu schaffen, von dem zufälligen Auftreten einer geigneten Abänderung abhängig gemacht wird. Vielmehr werden wir anzunehmen haben: so gewiss ein an irgend einem Punkte der Erdoberfläche eintretendes Sinken der Küste ein sofortiges Nachströmen des Wassers zur Folge hat, so gewiss wird bei einer Störung des organischen Gleichgewichts unverzüglich eine Tendenz zu Abänderung sich bemerkbar machen, und zwar in solcher Richtung, dass diese Abänderung die entstandene Lücke genau auszufüllen im Stande ist. Es ist offenbar eine grosse Inkonsequenz, der Natur im Allgemeinen die Fähigkeit zweckmässiger Gestaltung zuzuerkennen, und sie ihr im entscheidenden Falle doch wieder abzusprechen.

Darwin war gewiss berechtigt, auf die Zweckmässigkeit ein so grosses Gewicht zu legen, da ihre fast unumschränkte Herrschaft im ganzen weiten Reiche des Organischen einem so überaus aufmerksamen und gewissenhaften Beobachter wie ihm nicht verborgen bleiben konnte; aber in dem Wahne, dass Zweckmässigkeit ohne eine prämeditirende Intelligenz nicht direkt zu Stande kommen könne, glaubte er sie durch eine nicht deutlich erkennbare Hinterthüre, mit Hilfe des allzeit dienstbereiten Zufalls, in sein System hineinschmuggeln zu müssen, um sie die ihr gebührende Rolle bei der Anpassung der Organismen spielen zu lassen.

Seit Kant den subjektiven Charakter des Zweckbegriffs aufgedeckt und

Schopenhaur seine negative Kritik durch ausführliche Darstellung der positiven Seite des Gegenstandes ergänzt und damit die Sache völlig aufgeklärt hat, brauchen wir uns vor teleologischen Betrachtungen nicht mehr zu scheuen, da es keinem Zweifel mehr unterliegen kann, dass eine solche Betrachtungsweise in der organischen Natur als die einzig angemessene zu gelten hat. Darwin ist noch so aufrichtig, ohne Umschweife von einer Tendenz, einer Neigung zu Abänderung zu reden, obgleich auch er schon sich dagegen verwahrt, von natürlicher Zuchtwahl in einem anderen als bloss bildlichen Sinne zu sprechen, während seine Anhänger vollends in geradezu lächerlich wirkender Weise sich jedesmal nachdrücklich entschuldigen zu müssen glauben, sobald ihnen ein Ausdruck entschlüpft, welcher auch nur den leisesten teleologischen Beigeschmack haben könnte. Es macht das genau denselben Eindruck, wie wenn Jemand bei jedem Schritte sich entschuldigen würde, dass er zum Gehen sich seiner gesunden Beine bediene, anstatt auf Krücken mühsam sich fortzuschleppen.

Ich wende mich nun zur Besprechung des eigentlichen Hauptfaktors der Selektionstheorie: der Anpassung, welche durch Ueberleben des jeweiligen Passendsten im Kampfe ums Dasein und auf diese Weise, mit Hilfe der zufälligen Variationen, sich vollziehende, allmähliche Stärkung und Vergrösserung der für ihre Träger nützlichen Charaktere zu Stande kommen soll. Darwin betont besonders den äusserst langsamen Verlauf des Anpassungsvorganges, da nach seiner Meinung schon die geringste nützliche Abänderung den Anstoss zu einem solchen Prozess geben kann, der durch Hinzukommen ähnlicher minimaler Abänderungen nach langen Zeiträumen ein deutlich wahrnehmbares Resultat liefern soll. Er will an dem ganz allmählichen Fortschreiten der Anpassung auch darin festhalten, dass er sogar die allerauffallendsten, ausgezeichnet irgend einem Zwecke entsprechenden Modifikationen durch nach einander auftretende geringe Abänderungen, erst in einem Theile, dann in einem anderen erlangt werden lässt. Wenn nun auch die fast ausnahmlose Geltung des alten Satzes: natura non facit saltus unbedingt zugegeben werden muss, so unterliegt es doch keinem Zweifel, dass in dem hier vorliegenden Falle von seiner Anwendung keine Rede sein kann. Die Annahme, dass die einzelnen Theile eines Organismus sich nach einander entwickelt haben könnten, verbietet sich schon im Hinblick auf die in der Lebewelt herrschenden Gesetze des Gleichgewichts und der Symmetrie. Ausserdem belehren uns die Thatsachen der Ontogenese zur Genüge darüber, dass bei der Anlage eines Organs auch schon alle seine wesentlichen Theile im Keime vorhanden sind.

Es ist auch vom Standpunkte Darwin's aus geradezu undenkbar, dass ein komplizirtes Organ, dessen einzelne Theile einander genau angepasst sind und dessen Nützlichkeit eben auf dem pünktlichen Ineinandergreifen und Zusammenwirken dieser Theile beruht, nach und nach zu einer Maschine aus einzelnen, an und für sich zwecklosen Stücken zusammensetzt worden und nicht als Ganzes entstanden sein sollte, da nach seiner ausdrücklichen Versicherung natürliche Zuchtwahl ausschliesslich in der Erhaltung und Häufung solcher Abweichungen thätig ist, welche dem Geschöpf, das sie betreffen, nützlich sind.

Hier lässt uns also die Selektionstheorie vollständig im Stich. Die natürlichste Annahme ist offenbar die, dass jedes Organ, ebenso wie jeder Organismus, schon im ersten Keime als Ganzes angelegt wird und im Verlaufe der Entwicklung, welche viele Generationen umfassen kann, allmählich in seine einzelnen, genau zusammenwirkenden Theile sich differenziert. Die verschiedenen Zwischenstufen werden als solche allerdings nicht leicht zu erkennen sein, da sie bei der bekannten Abneigung der Natur gegen alles nicht ganz unmittelbar Nützliche, wenigstens vorübergehend, soweit möglich irgend einem Zwecke angepasst sein werden. Immerhin werden sie durch eine verhältnissmässige Unzweckmässigkeit charakterisiert sein, und es ist daher nicht zu bezweifeln, dass auch für diesen Punkt mit der Zeit zahlreiche Belege sich werden finden lassen, sobald man sich nur einmal daran gewöhnt haben wird, die Lebenserscheinungen von dem hier vertretenen Gesichtspunkte aus zu beurtheilen.

Wir sehen also, dass Darwin das Nützlichkeitsprinzip der Natur nicht seiner ganzen Bedeutung nach erkannt hat, woran ihn sein empirischer Standpunkt verhindern musste. Es giebt eben in der Natur nicht blos solche Erscheinungen, welche nützlich waren und solche, welche nützlich sind, sondern auch solche, welche die Tendenz besitzen, nützlich zu werden.

Auch in anderer Hinsicht lässt sich nachweisen, dass Darwin's Vorstellung von Nützlichkeit nicht genau den in der Natur vorkommenden Verhältnissen entspricht. Ein sehr instruktives Beispiel hierfür ist der allbekannte Fall, betreffend das Vorkommen einer sechsfingerigen (und sechszehigen) Varietät in der Person des Maltesers Gratio Kelleia. Es dürfte kaum zu bestreiten sein, dass wir die in diesem Falle vorliegende Abänderung, da es sich um die Verstärkung eines so wichtigen Organs, wie es für den Menschen die Hand ist, handelt, als eine für ihren Träger nützliche zu betrachten haben. Trotzdem ist sie schon nach wenigen Generationen, durch fortgesetzte Kreuzung mit nicht abgeänderten Artgenossen, wieder vollständig zum Verschwinden gebracht worden.

Es ergiebt sich daraus, dass nützliche Abänderungen sogar von erheblich mehr als minimaler Grösse nicht an und für sich schon geeignet sind, den Ausgangspunkt für die Bildung einer neuen Art abzugeben.

Dem Einwand, dass feindliche äussere Umstände die Befestigung des neu aufgetretenen Charakters in diesem Falle verhindert hätten, fehlt jede Berechtigung, da wir über die günstigen Lebensverhältnisse des Gratio Kelleia, sowie seiner Nachkommen, genügend unterrichtet sind. Auch die Sitte kann hier kein wesentliches Hinderniss gebildet haben, da sie nur Geschwisterehen verbietet, während der reine sechsfingerige Typus noch in der dritten Generation mehrfach vertreten war.

Ohne Zweifel muss die Thatsache auffallen, dass kein einziger sechsfingriger Nachkomme Gratio Kelleia's die Neigung verrathen hat, sich mit einem gleichgestalteten Mitgliede der Familie zu verbinden. Sie bildet den wichtigsten Anhaltspunkt für eine richtige Beurtheilung des eigentlichen Wesens der hier vorliegenden Abänderung, welche sich dadurch als eine pathologische zu erkennen giebt, an deren Erhaltung der Natur bekanntlich nichts gelegen ist.

Eine Befestigung neu auftretender nützlicher Charaktere im Sinne der Selektionstheorie wäre überhaupt nur dann denkbar, wenn die Lebensbedingungen, denen sie ihre Nützlichkeit verdanken, zugleich eine plötzlich vernichtende Wirkung auf sämmtliche nicht abgeänderten Artgenossen ausüben würde, da nur auf diese Weise eine Kreuzung mit einer grösseren Zahl solcher Artgenossen vermieden werden könnte; denn auch das Berufen auf die Thatsache des wiederholten Auftretens einer bestimmten Variation an demselben Orte von Seiten mancher Anhänger Darwin's, um nachzuweisen, dass auch bei langsamerem Verlaufe der Verdrängung einer Art durch eine besser angepasste neue, diese schliesslich die Oberhand zu gewinnen im Stande sei, muss als unzulässig bezeichnet werden, da mit der Zahl der ursprünglichen Artgenossen die Wahrscheinlichkeit des zufälligen Auftretens einer bestimmten Variation in stets zunehmendem Masse sich verringert.

Ein solcher Fall plötzlicher Vernichtung einer Art, bei welchem sämmtliche Vertreter derselben mit einziger Ausnahme der besser angepassten Individuen zu Grunde gehen müssten, dürfte aber kaum jemals eintreten, und sollte er doch einmal vorkommen, so würde er einen so stark exzeptionellen Charakter besitzen, dass die Selektionstheorie dadurch ebensowenig sich stützen liesse, wie durch die bekannten Versuche, die Isolirung zum Zwecke einer besseren Begründung der Darwin'schen Lehre von der Entstehung neuer Arten durch natürliche Zuchtwahl heranzuziehen.

Das Auftreten eines neuen Charakters, selbst wenn er seinem Träger absolute

Ueberlegenheit über alle anderen Artgenossen sicherte, könnte auch dort, wo der Kampf ums Dasein am heftigsten tobt, nicht ein plötzliches Verschwinden der minder begünstigten Individuen bewirken, so dass seine allmähliche Abschwächung und endliche vollständige Beseitigung durch fortgesetzte Kreuzung mit den nicht abgeänderten Artgenossen verhindert würde.

Es kommt eben nicht so sehr auf die Grösse und Nützlichkeit einer Abänderung, als vielmehr darauf an, ob sie einer natürlichen Tendenz ihren Ursprung verdankt, da ihre dauernde Erhaltung, unter gewöhnlichen Verhältnissen, nur in diesem Falle möglich ist. —

In Betreff des Prinzips der Vererbung kann ich mich um so kürzer fassen, da es für die Selektionstheorie von nur nebensächlicher Bedeutung ist, indem es dort keinen andern Zweck zu erfüllen hat, als den: die einem Individuum zu Theil gewordenen neuen Charaktere auf dessen Nachkommen zu übertragen.

Zwar meint Darwin, dass die Neigung, in einer bestimmten Richtung abzuändern, durch das Prinzip der Vererbung vergrössert werde, so dass man glauben könnte, die Anpassung der Organismen sei in der Hauptsache das Werk der Vererbung, während der Zuchtwahl dabei lediglich die Aufgabe zufallen würde, den ganzen Vorgang gleichsam zu überwachen; aber weit entfernt eine solche Konsequenz zu ziehen, sucht er vielmehr den Werth der Vererbung zu Gunsten der natürlichen Zuchtwahl möglichst herabzusetzen, da er sonst nicht im Stande sein würde, die Anpassung mittels Reduktion eines Organs, welcher die Vererbung ja direkt entgegen wirkt, einzig mit Hülfe seiner Theorie zu erklären.

Der Umstand, dass Darwin der Vererbung so wenig Gerechtigkeit zu Theil werden lässt, hat seinen tiefsten Grund darin, dass sie vom empirischen Standpunkte aus als die dunkelste Stelle des ganzen Entwickelungsvorganges erscheint, während man bei metaphysischer Betrachtung in ihr den Schlüssel für alle noch so komplizirten Lebenserscheinungen findet. —

Damit glaube ich meine heutige Aufgabe als gelöst ansehen zu dürfen, denn da ich hier zu Fachgenossen spreche, brauche ich die grosse Bedeutung der Darwin'schen Lehre für unsere Wissenschaft nicht erst besonders hervorzuheben.

Ebensowenig glaube ich versichern zu müssen, dass ich selbst die grösste Verehrung für Darwin hege, der meiner Ansicht nach schon dadurch ein unsterbliches Verdienst sich erworben hat, dass er seit Goethe und Lamarck zum ersten Male wieder die wichtigsten biologischen Probleme auf die Tagesordnung gesetzt und die organische Natur als Ganzes aufzufassen gelehrt hat. Allein das durfte mich nicht

abhalten, die durch zeitliche und räumliche Umstände bedingten Schwächen seiner Theorie schonungslos aufzudecken, um unserer Wissenschaft die Wege zu weisen, die sie als Erbin des Darwin'schen Vermächtnisses nothwendigerweise beschreiten muss, falls sie nicht binnen kurzer Zeit auf den untergeordneten Standpunkt einer bloss mechanischen Betrachtung der tiefsten biologischen Probleme herabsinken will.

Ich habe es mir ganz besonders angelegen sein lassen, immer wieder darauf hinzuweisen, dass die Unzulänglichkeiten der Darwin'schen Anschauung einzig und allein dem von ihm eingenommenen rein empirischen Standpunkte zur Last zu legen sind, um daraus die unabweisliche Forderung einer metaphysischen Behandlung biologischer Probleme abzuleiten.

Es ist eine unbestreitbare, an einer Menge von Beispielen leicht nachzuweisende Thatsache, dass oft gerade die bedeutendsten Forscher, trotz gewissenhaftester Beobachtung, nicht im Stande sind, den rein objektiven Thatbestand irgend einer Erscheinung festzustellen, geschweige denn ihn richtig zu deuten, da sie immer von ihren subjektiven Anschauungen befangen an die Untersuchung gehen, daher auch nur das sehen, was ihren im voraus gebildeten allgemeinen Ansichten entspricht. Es liegt das nun einmal in der Beschaffenheit des menschlichen Erkenntnisvermögens, welches eben von Natur kein treuer Spiegel objektiver Thatsachen ist, tief begründet.

Daher ist unbedingt daran festzuhalten, dass ein Jeder, der sich mit der Deutung organischer Erscheinungen befassen will, sich auf philosophischem Wege, namentlich mit Hilfe der durch Kant und Schopenhauer in so ausserordentlicher Weise geförderten Erkenntnistheorie, vor allen Dingen erst einen gewissen Einblick in das eigentliche Wesen der Welt, besonders der organischen zu verschaffen hat. Sodann dürfte es sich empfehlen, aus der Beobachtung der allgemeinsten Erscheinungen des organischen Reiches die daselbst herrschenden Grundgesetze abzuleiten, um auf diese Weise den bis jetzt noch vorhandenen, so sehr zu beklagenden Mangel einer vollständigen Metaphysik der Biologie nach Möglichkeit zu ersetzen, die allerdings keine Sammlung willkürlicher Hirngespinnste, sondern, im Sinne Goethe's und Schopenhauer's, Erfahrungswissenschaft und dazu bestimmt sein müsste, die vorläufig noch ganz fehlende Verbindung zwischen den empirischen biologischen Wissenschaften und der Philosophie herzustellen. —

Druckfehlerberichtigung.

Zu Creutzburg, Metaphysische Probleme.

Seite 465 Zeile 3 v. o. statt; „bedeutend" lies unbedeutend

Seite 466 Zeile 12 statt: „stehenden Abänderung" lies stehender Abänderungen

Seite 469 Zeile 4 v. o. statt: „zu einer Maschine" lies wie eine Maschine

Seite 471 Vor: „In Betreff des Princips" ist folgender Abschnitt einzuschalten:
Ich habe die Anpassung und was damit zusammenhängt, als den Kern der ganzen irrthümlichen Anschauung Darwin's, schon aus dem Grunde ausführlicher besprechen müssen, weil die dabei in Betracht kommenden Verhältnisse der rein empirischen Behandlungsweise manche Schwierigkeiten bereiten, während sie vom metaphysischen Standpunkte aus mit einem Blicke zu durchschauen sind.








Fig. 11b





G. Kraus, gez.

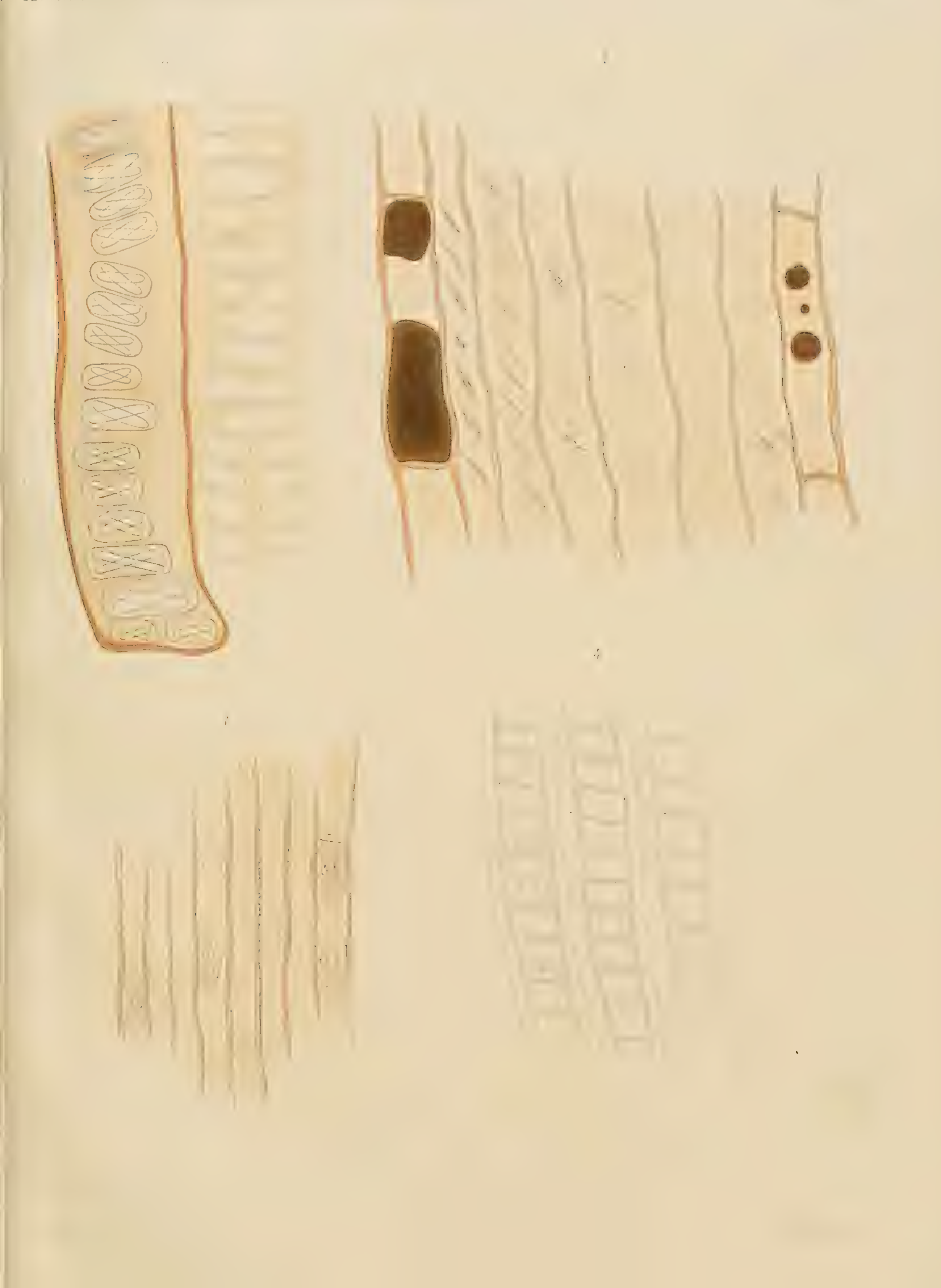
Lith. v. J. Senerich in Halle



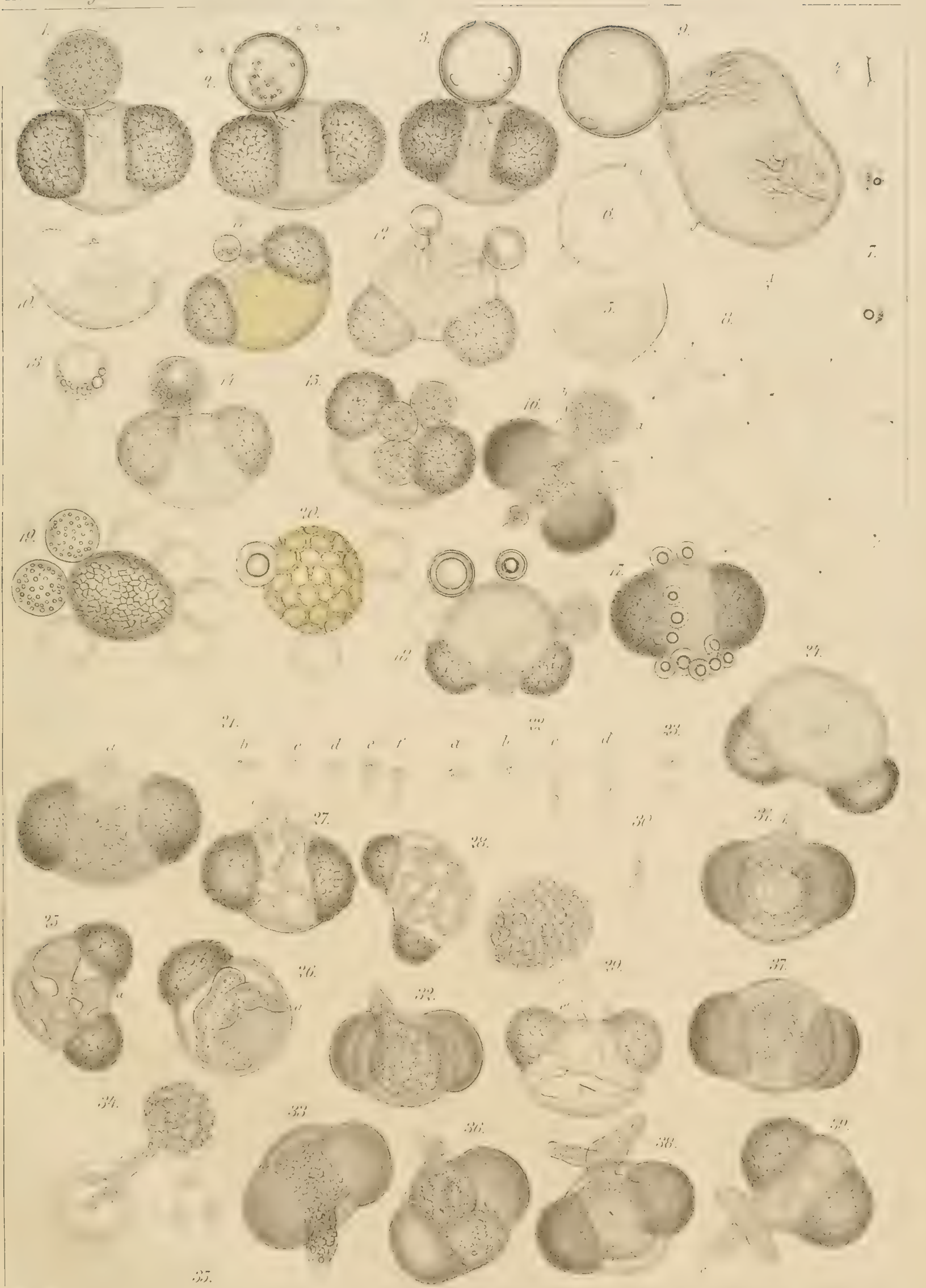


G. Kraus gez. Lith. v. H. Schenck in Halle.









Lith. Anst. v. A. Funke, Leipzig







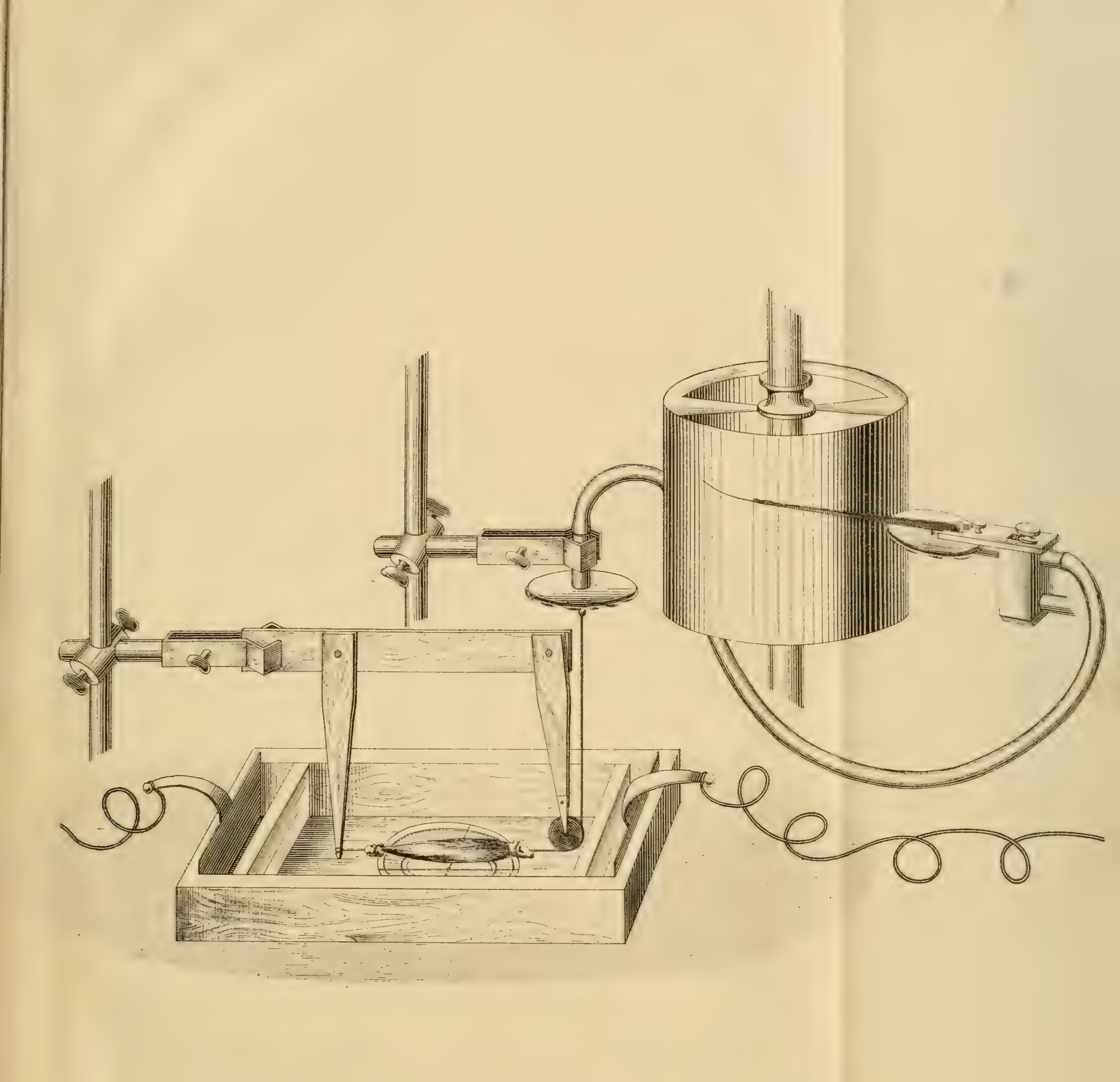




Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 11.

Fig. 3.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 13.

Fig. 15.

Fig. 8.

Fig. 12.

Fig. 14.

P. Eisler del.

Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig







Fig. 16. Fig. 17. Fig. 18. Fig. 19. Fig. 20. Fig. 21. Fig. 22. Fig. 23. Fig. 24. Fig. 25. Fig. 26. Fig. 27. Fig. 28. Fig. 29. Fig. 30. Fig. 31. Fig. 32.

P. Eisler del. Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig





Fig. 33. Fig. 34. Fig. 35. Fig. 36. Fig. 37. Fig. 38. Fig. 39.

P. Eisler del. Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig.





ABHANDLUNGEN

DER

NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT ZU HALLE

ORIGINALAUFSÄTZE

AUS DEM GEBIETE DER GESAMMTEN NATURWISSENSCHAFTEN

XVII. Band 1. u. 2. Heft

enthält



HALLE

MAX NIEMEYER

1888



ABHANDLUNGEN

DER

NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT ZU HALLE

ORIGINALAUFSÄTZE

AUS DEM GEBIETE DER GESAMMTEN NATURWISSENSCHAFTEN

XVII. Band 3. u. 4. Heft

enthält



HALLE

MAX NIEMEYER

1892



